ÜBER DIE BLÜTENSTÄNDE UND BLÜTEN SOWIE ZUR EMBRYOLOGIE VON SPARGANIUM

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Freien Universität Berlin

1970

Vorgelegt

von

Ute Müller-Doblies

aus Berlin

1968

1. Referent: Professor Dr. sci. nat. THEO ECKARDT

2. Referent: Professor Dr. rer. nat. JOSEF POELT

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 11. Februar 1969

Tag der Promotion: 27. APR. 1970

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Bot. Jb.	89	3	359—450	Stuttgart, 14. Oktober 1969

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Über die Blütenstände und Blüten sowie zur Embryologie von Sparganium*)

Von

Ute Müller-Doblies

Mit Tafel 6—7 sowie 90 Abbildungen und 3 Tabellen im Text

Inhalt

Seite

Einleitung 360
Vorläufige systematische Übersicht der Gattung *Sparganium* 361
Material und Methoden 362
Benutzte Abkürzungen 364
A. Zum Infloreszenz- und Blütenbau 365
1. Aufbau der Köpfchen 365
2. Bau der weiblichen Blüten 367
a) Karpellstellung 368
b) Zahl der Perigonblätter 369
c) Stellung der Perigonblätter 375
d) Zur Deckblattfrage 376
e) Zur Abhängigkeit der Karpellstellung vom Perigon 377
f) Blütendiagramm und Blütenformel 377
3. Bau der männlichen Blüten 378
4. Diskussion zum Köpfchen- und Blütenbau 380
5. Stellung der Infloreszenz im Bauplan 382
a) *Sparganium simplex* 382
b) *Sparganium minimum* 386
c) *Sparganium erectum* 386
6. Reduktionen des Köpfchenbaus in der Gesamtinfloreszenz 387
a) Im Endkonglomerat der Hauptachse 387
b) Zum Problem der Pseudoterminalität 391
c) Das Hauptachsenende von *Sparganium* im Vergleich mit verschiedenen Infloreszenztypen 396
d) Reduktionen des Köpfchenbaus an den Seitenzweigen, vor allem bei *Sparganium simplex* 397
7. Infloreszenztypologie 399
8. Mannigfaltigkeit der Infloreszenz in der Gattung *Sparganium* . . . 404

*) D 188.

B. Embryologie 413
1. Mikrosporogenese 413
a) Tapetum 414
b) Pollenentwicklung 416
2. Megasporogenese und Megagametogenese 416
3. Endospermentwicklung 418
4. Diskussion zur Antipodenvermehrung und Endospermbildung . . . 420
C. Zur Rolle der Windblütigkeit in der Evolution von *Sparganium* . . . 424
D. Taxonomischer Ausblick 425
Zusammenfassung 425
Résumé 427
Summary 429
Literatur 431
Tafelerläuterungen 435
Abbildungen 11—90 436

Einleitung

Die alte, seit der Oberkreide mit fossilen Früchten sicher belegte Gattung *Sparganium* steht sehr isoliert unter den Monokotyledonen. Einzig die Verwandtschaft mit der habituell recht abweichenden Gattung *Typha* kann heute als gesichert gelten. Diese Verwandtschaft kommt schon im ersten natürlichen System[1]), in Jussieus Genera plantarum (1789: 25) mit aller Deutlichkeit zum Ausdruck: nur die beiden Gattungen *Typha* und *Sparganium* werden zur Familie der Typhaceae („Ordo II. Typhae") gezählt. Seither ist die nahe Verwandtschaft des öfteren bestritten worden, mit einem gewissen Erfolg aber nur von Engler (1886, 1887 a—c), der die Familie der Pandanaceae zwischen die Typhaceae s. str. und die von ihm — wie er glaubte — neu aufgestellte Familie der Sparganiaceae einordnete. Er wollte damit dokumentieren, daß die beiden krautigen Gattungen nur sehr entfernt miteinander verwandt seien. Abgesehen von wenigen Ausnahmen (cf. D. Müller-Doblies 1969) sind die Sparganiaceae allgemein anerkannt worden.

Wie schon angedeutet, scheint sich die Frage heute allgemein zugunsten einer nahen Verwandtschaft der beiden Gattungen zu klären, aber sehr verschieden wird von den einzelnen Autoren die Frage beurteilt, ob beide zusammen mit den Pandanaceen in eine Ordnung gehören (Wettstein 1935, Takhtajan 1959, 1966, mit Zweifel auch Eckardt 1964 a und im Syllabus 1964 c) oder ob die Typhales eine eigene Ordnung mit ganz anderem Verwandtschafts-

[1]) Natürliche Systeme gab es auch vor Jussieu (cf. z. B. Schultz 1832: 11 ff.), doch benutzt der Internationale Code der botanischen Nomenklatur seit 1961: 187 die Ordnungen Jussieus als starting point für den Familienbegriff und erlaubt somit den Superlativ „erstes natürliches System". Schon in Linnés Ordines naturales 1738 stehen beide Gattungen nebeneinander unter den Calamariae, zu denen weiterhin nur Cyperaceen gerechnet werden. Übrigens sogar schon bei Tabernaemontanus (z. B. 1731: 559) stehen beide Gattungen unmittelbar hintereinander.

anschluß bilden (Lindley 1833, Hutchinson 1934, 1959, Fagerlind 1940, Ganguly 1959, Cronquist 1965, 1968 und Briggs & Johnson 1968).

Sparganium ist in mehreren älteren Spezialarbeiten scheinbar eingehend untersucht worden, doch wird z. B. ein Zweifel Tischlers (1912: 33) an der Antipodenvermehrung und dem Endospermtyp seit über 50 Jahren durch die Literatur geschleppt. Weiterhin gibt die unregelmäßige Orientierung der Karpelle (zwar zu Unrecht, aber mit Erfolg) Anlaß zum Zweifel an der einfach racemosen Struktur des Köpfchens.

Die vorliegende Arbeit will dazu beitragen, gesicherte Daten aus der Morphologie des reproduktiven Bereichs von *Sparganium* für die Taxonomie zu gewinnen. Die Untersuchungen erstrecken sich vor allem auf den Aufbau der Blütenstände, die Struktur der Blüten und auf einzelne Erscheinungen der Embryologie.

Vorläufige systematische Übersicht der Gattung Sparganium

Die Gattung bedarf noch einer umfassenden Bearbeitung, in der die vermuteten Zusammenhänge bzw. Identitäten neu- und altweltlicher Arten überprüft, sowie einige nomenklatorische Widersprüche geklärt werden müssen. Graebners Bearbeitung im „Pflanzenreich" (1900 b) ist sehr unbefriedigend und hat, besonders was die nordamerikanischen Arten anbelangt, weit mehr Verwirrung gestiftet als zur Klärung beigetragen.

Eine von Rothert geplante und bereits weitgediehene Monographie der Gattung blieb durch den Tod des Autors 1916 unvollendet und ist verschollen, aber seine Arbeit von 1910 zeigt schon die wesentlichen Umrisse einer natürlichen Gattungsgliederung und ist grundlegend für die späteren *Sparganium*-bearbeitungen. Holmberg publiziert 1922 die Untergattungen Rotherts (ohne allerdings seine Quelle zu erwähnen: Rothert 1910, p. 36 und 16) und nennt sie *Melanosparganium* und *Xanthosparganium*. Da *Melanosparganium* die Typusart *S. erectum* einschließt, muß es subgenus *Sparganium* heißen.

Juzepczuk (1934) in Komarovs Flora URSS publiziert weitere infragenerische Taxa[2]), die auf Rotherts Gliederung zurückgehen und eine Einordnung sämtlicher *Sparganium*-Arten erlauben. In Anlehnung an diese Bearbeitung bringe ich im folgenden eine vorläufige Übersicht, um die Orientierung über die in der vorliegenden Arbeit behandelten Arten zu erleichtern. Die eingeklammerten Arten müssen wahrscheinlich der vorangegangenen Art untergeordnet werden.

---

[2]) Diese als Gruppe bezeichneten Taxa wurden von Juzepczuk als Zikl (= Cyclus) veröffentlicht, einer nur in der russischen Literatur gebräuchlichen Rangstufe, die zwischen Series und Sektion steht. Da Juzepczuk mit einem sehr engen Artbegriff die fast nur durch Fruchtmerkmale geschiedenen Sippen von *S. erectum* sogar auf zwei Series verteilt, muß er für die übrigen Artengruppen eine höhere Rangstufe wählen. Die nomenklatorisch gültige Publikation dieser Gruppen als Series soll einer künftigen Revision vorbehalten bleiben.

Untergattung *Sparganium* (= *Melanosparganium* Holmb.)

	Ramosum-Gruppe
	Sparganium erectum L.
N-Am.	(*Sparganium greenei* Morong)
N-Am.	(*Sparganium eurycarpum* Engelm.)
Asien	(*Sparganium stoloniferum* Hamilt.)
Eurasien	*Sparganium erectum* L. subsp. *erectum*
Eurasien, N-Afr.	*Sparganium erectum* L. subsp. *neglectum* (Beeby) Schinz & Thell.
Europa	*Sparganium erectum* L. subsp. *microcarpum* (Neum.) Hyl.
	Stenophyllum-Gruppe
Asien, Austr.	*Sparganium stenophyllum* Maxim. = *S. antipodum* Graebn. fide Rothert 1910
	Americanum-Gruppe
N-Am.	*Sparganium americanum* Nutt.
Ost-Asien	*Sparganium japonicum* Rothert
N-Am.	*Sparganium androcladum* (Engelm.) Morong = *S. lucidum* Fernald & Eames

Untergattung *Xanthosparganium* Holmb.

	Friesii-Gruppe
N-Am.	*Sparganium fluctuans* (Morong) Robins.
N-Europa	*Sparganium friesii* Beurl. = *S. gramineum* Georgi
	Simplex-Gruppe
Eurasien	*Sparganium simplex* Huds.[3]) = *S. emersum* Rehm. = *S. diversifolium* Graebn. p. p.
O-Asien	(*Sparganium fallax* Graebner)
N-Am.	(*Sparganium chlorocarpum* Rydb.)
Eurasien, N-Am.	*Sparganium angustifolium* Michx. = *S. affine* Schnizl. (*Sparganium multipedunculatum* (Morong) Rydb.)
	Glomeratum-Gruppe
N-Euras., N-Am.	*Sparganium glomeratum* Laest.
O-Asien	(*Sparganium glehnii* Meinsh.)
	Minimum-Gruppe
Eurasien, N-Am.	*Sparganium minimum* Wallr.
N-Euras., N-Am.	*Sparganium hyperboreum* Laest.

Material und Methoden

Bevorzugt wurden die beiden häufigsten Arten der Gattung, *Sparganium erectum* und *S. simplex*, untersucht, weniger die beiden übrigen deutschen

[3]) Cook (1961) hat den Namen *Sparganium simplex* Huds. 1778 als illegitim verworfen und durch *Sparganium emersum* Rehm. 1872 ersetzt. In der vorliegenden Arbeit bleibe ich bei dem Namen *S. simplex*, da er allgemein bekannt und eindeutig ist und weil es vermutlich noch ältere gültige Namen als *S. emersum* Rehm. 1872 gibt. Nach Alpers (1905) soll Ehrhart (1793) *Sparganium superaxillare* als Exsiccat ausgegeben haben. Falls es zu einer gültigen Publikation gekommen ist und es sich nicht um *S. angustifolium* Michx. handelt, wäre dies wohl der erste verfügbare Name auf der Rangstufe der Art.

Arten, *S. angustifolium* und *S. minimum*, sowie eine nordschwedische Hybridpopulation mit überwiegendem Anteil von *S. hyperboreum*:

S. erectum	Prov. Sachsen-Anhalt, Ammendorf bei Halle/Saale	fix. Juel, ECKARDT 1935
	Prov. Sachsen-Anhalt, Großkühnau bei Dessau/Elbe	fix. Alk. 70 % ECKARDT 1935
	Berlin-Rudow, Lolopfuhl	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Rudow, Priesterpfuhl	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Rudow, Röthepfuhl	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Rudow, Klarpfuhl	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Mariendorf, Pfuhl an der Str. 205	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Mariendorf, Pfuhl an der Britzer Straße	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Spandau, Tiefwerderwiesen	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Heiligensee, am Heiligensee	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Dahlem, Botanischer Garten	fix. CRAF V 1962 sq.
	Niedersachsen, Worpswede	fix. FPA 1962
S. simplex	Berlin-Heiligensee, Eschengraben	fix. CRAF V 1962 sq.
	Berlin-Dahlem, Botanischer Garten	fix. CRAF V 1962 sq.
S. minimum	Berlin-Heiligensee, Kuckucksgrund an den Baumbergen	fix. CRAF V 1962 sq.
	Bayern, Murnauer Moos	fix. FPA 1962
S. angustifolium	Allgäuer Alpen, Seelöcher am Fellhorn	fix. FAA und CRAF V 1964
S. hyperboreum × cf. *minimum*	Schwedisch Lappland, Arvidsjaur	fix. CRAF 1967

Zur Orientierung über den makromorphologischen Aufbau der Infloreszenz habe ich zusammen mit meinem Mann das Herbarmaterial des Botanischen Museums Berlin-Dahlem (über 400 Bögen) und des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der FU Berlin (22 Bögen) ausgewertet.

Für das Studium der Primordialhöckerentwicklung wurde frisches oder in CRAF V fixiertes Material benutzt. Letzteres wurde aus dem 70 % Alkohol in ein Gemisch aus gleichen Teilen 70 % Alkohols und 70 % Glycerins überführt. Nach meiner Erfahrung waren die Objekte zur Präparation optimal geeignet, wenn sie gerade in der Lösung untergingen (je nach Objekt nach wenigen Stunden bis mehreren Tagen).

Die plastischen Zeichnungen wurden mit Präpariermikroskop und Zeichenapparat der Firma Leitz ausgeführt. Für die Darstellung stark gewölbter Köpfchenoberflächen wurde das Objekt systematisch in kleinen Schritten verkantet und damit eine diagrammatische Projektion in die Ebene erzielt. Die entstehenden leeren Sektoren wurden auf die Grenze zwischen Partialinfloreszenzen gelegt.

Die Schnittserien wurden nach der Paraffinmethode mit Benzol als Zwischenmedium im üblichen Mikrotomverfahren angefertigt. Die Schnittdicke beträgt 6—12 μ. Als Färbungen haben sich Haematoxylin nach DELAFIELD sowie die Doppelfärbung mit Haematoxylin nach HEIDENHAIN und Fastgreen (JOHAN-

SEN 1940: 72 ff.) besonders bewährt. Die Färbbarkeit mit Safranin und Fuchsin dagegen ist sehr gering.

Für die mikroskopischen Zeichnungen wurden Mikroskope und Zeichenprismen der Firmen Leitz und Zeiss verwendet, für Mikrophotographien das Aristophot mit dem Mikroskop Ortholux und der Kleinbildkamera Leica der Firma Leitz.

Für die Einführung in die Phytomorphologie, für die Anregung und Förderung dieser Arbeit, für das Überlassen von fixiertem und z. T. schon eingebettetem Material und für die Erlaubnis, die Sammlungen des Botanischen Gartens und Museums zu benutzen, danke ich Herrn Prof. Dr. TH. ECKARDT herzlich. Ebenso gilt mein Dank Herrn Prof. U. HAMANN und Herrn Dr. H. SCHOLZ für ihre Hilfe in embryologischen bzw. floristischen Fragen.

Benutzte Abkürzungen

Ant	= Antipoden	$Kö_1$	= erstes = unterstes Köpfchen
AntR	= Antipodenreste	KöBr	= Köpfchentragblatt
Ap	= Apex, Scheitel	KöR	= Köpfchenrudiment
AZ	= Archesporzelle	ME	= Mikropylares Endosperm
B	= Blatt	Pc	= Parakladium s. TROLL 1964
Br	= Tragblatt	PF	= Partialfloreszenz s. TROLL 1964
BrN	= Tragblattnarbe	PI = PJ	= Partialinfloreszenz des Doppelköpfchens = ein einfaches Botryum (vgl. d. Fußn. p. 366)
CE	= chalazales Endosperm		
DKö	= Doppelköpfchen = Kö		
DKöAp	= Doppelköpfchenscheitel	PMZ	= Pollenmutterzelle
Fl	= Blüte	Q	= Querzone
FlBr	= Blütentragblatt	R	= Rudiment bzw. Rest
FlR	= Blütenrudiment	SA	= Samenanlage
HZ	= Hemmungszone	Sta	= Stamen
I	= Innovation	Sz	= Seitenzweig mit DKö
IK	= Innovationsknospe	SzR	= Seitenzweigrudiment
aI	= äußeres Integument	T	= Tepalum
iI	= inneres Integument	Tap	= Tapetum
Kö	= Sparganiumköpfchen = Doppelköpfchen, Dicephalium (vgl. die Fußn. p. 366 u. 385)	Vb	= Vorblatt
		VbKö	= Vorblattköpfchen
		W	= Wurzel

siehe auch die Legende zu Abb. 8

Seitenachsen wurden stets von unten nach oben gezählt:

1 = Seitensprosse der Infloreszenz d. h. Seitenzweige und Doppelköpfchen

′1 = Kö 1 = unterstes Doppelköpfchen entweder an der Hauptachse (über den Sz) oder an Seitenzweigen

″1 = PI 1 = Partialinfloreszenzen an Doppelköpfchen

‴1 = Blüten an PI

[ ] Kennzeichnet meine Zusätze in Zitaten. In den Zitaten wurden der Gebrauch der Kursivschrift und teilweise auch die Orthographie vom Setzer der heute üblichen Schreibweise angeglichen.

A. Zum Infloreszenz- und Blütenbau

1. Aufbau der Köpfchen

Das zentrale Problem der floralen Region von *Sparganium* ist der Bau der Köpfchen. Erst nach seiner Lösung kann man zu einem optimalen Verständnis der übrigen Verzweigungsgrade gelangen, nämlich der Blüten auf der einen und der Gesamtinfloreszenz auf der anderen Seite. Daher sei hier zuerst das Köpfchen herausgegriffen.

Seit den Untersuchungen Goebels (1882: 406) gilt das *Sparganium*köpfchen als einfach racemos; denn Goebel wies für die männlichen Köpfchen nach: „die Entstehungsfolge der Blüthen ist in den einzelnen Köpfchen die normale, d. h. akropetale." Bereits Eichler (1875: 111) hatte eine spiralige Blütenanordnung in den Köpfchen vermutet.

Dagegen steht einzig eine vorsichtige Äußerung Čelakovskýs (1885: 625), er „glaube annehmen zu dürfen, daß ... die weiblichen Köpfchen von *Sparganium* strenggenommen keine einfachen Köpfchen sind. Ich kenne die Entwickelungsgeschichte derselben nicht (meines Wissens existiert sie noch nicht [s. o. Goebel 1882!], aber ich möchte vermuthen, daß die Blüthen nicht racemos acropetal, sondern in Gruppen um einzelne Centra auftreten mögen, daß hier also auch, nur viel vollständiger als bei *Typha* eingezogene Aehrchen anzunehmen sind, so daß die Blüthen nebeneinander direkt aus derselben Axe zu entspringen scheinen. Es scheint darauf das hinzuweisen, daß häufig 2—3 Blüthenstielchen höher miteinander zusammenhängen (was freilich auch Verwachsung in Folge des gedrungenen Standes bedeuten könnte), dann daß die Fruchtschnäbel nicht alle nach derselben Richtung, z. B. nach aufwärts, sondern nach verschiedenen Richtungen gekrümmt sind und daß auch Größendifferenzen der Blüthen sich bemerkbar machen. Zu einiger Sicherheit konnte ich indess in diesem Punkte nicht gelangen."

Schon 1886 veröffentlicht Dietz eine Entwicklungsgeschichte der männlichen und weiblichen Köpfchen und kommt in der ausführlicheren Darstellung 1887 zu dem Ergebnis, daß er Čelakovskýs Vermutung nicht bestätigen kann: „Nachdem der weibliche [Köpfchen-]Höcker die nöthige Größe erreicht hat, erscheinen in den Achseln winziger Brakteen die weiblichen Blüthenhöcker und zwar in akropetaler Reihenfolge, in einer sanft ansteigenden Spirallinie" (p. 45). Fast ebenso beschreibt er die Entstehung der männlichen Blütenhöcker auf dem Köpfchen „in sanft ansteigender Spirallinie und akropetaler Reihenfolge" (p. 41).

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen jedoch die Vermutung Čelakovskýs. In der Tat handelt es sich bei dem *Sparganium*-Köpfchen um ein Doppelköpfchen. Sowohl an den männlichen als auch an den weiblichen Köpfchenprimordien entstehen in akropetaler Reihenfolge etwa bis zu 30 Blätter mit axillären Höckern, die sich nicht als Anlagen von Einzelblüten, sondern als

sekundäre Köpfchenhöcker erweisen (Abb. 18—28, 48). Diese werden im folgenden einfach PI genannt[4]).

Die Stellung der Blätter entspricht keinem regelmäßigen Divergenzfall: Die Größe der Divergenzwinkel schwankt vielmehr erheblich, und es finden sich des öfteren Störungen in der genetischen Spirale. (Wenn man die Spirale in der Richtung des Winkels $> 180^\circ$ liest, so findet sich bisweilen ein Blatt, das weniger als 180° von seinem Vorgänger entfernt ist.) Bei aller Variabilität läßt sich aber eine deutliche Bevorzugung bestimmter Anordnungen erkennen, die sich auch in allen anderen Verzweigungsgraden der Infloreszenz wiederholt. In typischer Stellung stehen die beiden ersten Blättchen transversal am Köpfchen; ein Alters- bzw. Größenunterschied ihrer axillären Höcker ist in vielen Fällen kaum feststellbar (cf. Abb. 18—25 u. 48), dagegen ist vom nächst höheren, etwa in der Mediane stehenden PI-Höckerpaar der abaxiale Höcker oft größer (Abb. 18/4, 19—26 u. 48). Weiter nach oben löst sich diese angedeutete Dekussation (besonders Abb. 20, 23, 24) in Dispersion auf, wobei die Größe der Höcker ständig abnimmt (Abb. 25/1, 26/1). Der Köpfchenscheitel bleibt offen:

---

[4]) PI bedeutet hier Partialinfloreszenz der Doppelköpfchen; auf den Gesamtblütenstand bezogen liegen Partialinfloreszenzen 2. bzw. bei den „verzweigten" Sparganien 2. und 3. Grades vor, da z. B. bei *Sparganium erectum* die Doppelköpfchen selbst als Partialinfloreszenzen 1. und 2. Grades vorkommen.

Für die floristisch beschreibende Literatur von *Sparganium* ist es am sinnvollsten, statt Doppelköpfchen (= Dicephalium, von Th. Eckardt in Analogie zu Dibotryum gebildet) weiterhin den Terminus Köpfchen zu verwenden. Dieser allgemeinverständliche Begriff umfaßt in solchem rein deskriptiven Sinne alle köpfchenförmigen Infloreszenzen, sowohl einfach, zweifach und dreifach racemose als auch cymose Strukturen.

Auch für morphologische Schilderungen möchte ich diese Möglichkeit offen halten, einfach von Köpfchen statt von Doppelköpfchen zu sprechen und benutze, um Verwechslungen auszuschließen, konsequent die Bezeichnung PI für die einfach racemosen Strukturen von *Sparganium*, d. h. für die eigentlichen Köpfchen im morphologischen Sinne. Günstiger wären in Zukunft vielleicht die Termini Teilköpfchen = Partialköpfchen oder noch besser Einfachköpfchen = Haplocephalium. Von einem Doppelköpfchen spreche ich im folgenden nur, wenn ich die zweifach racemose Struktur betonen will, siehe auch Tricephalium (= Dreifachköpfchen) Fußnote 8.

Den von Troll (1928: 105) geprägten Begriff des Pseudocephaliums möchte ich nicht auf die *Sparganium*-Doppelköpfchen anwenden. Zwar scheint er hier nach der ursprünglichen Definition möglich: „Besonders merkwürdig sind schließlich jene kaum beachteten Fälle, wo nicht bloß einzelne Blüten, sondern wieder ganze Köpfchen zu einer gestaltlichen Einheit zusammengetreten sind, die wir als Köpfchen zweiter Ordnung oder, im Vergleich mit dem Pseudanthium, als Pseudozephalium bezeichnen können", und er wird auch in diesem umfassenden Sinn (Doppelköpfchen täuschen ein einfaches Köpfchen vor) von Rauh & Reznik (1953: 273 ff.) auf die Köpfchen (= Doppelköpfchen, allerdings noch umstritten) von *Echinops* angewendet. Aber Troll selbst spricht bei *Echinops* nicht von einem Pseudocephalium, sondern zieht diese Gattung nur vergleichend heran, um die Pseudocephalien von *Myriocephalus* zu erklären (1928: 140 und 151). Offensichtlich beschränkt Troll den Begriff auf jene komplexen Infloreszenzen, die die Gestalt eines Köpfchens und z u g l e i c h eines Euanthiums nachahmen, was für *Echinops* und *Sparganium* nicht zutrifft.

die letzten Höcker, z. T. ohne Tragblatt, stehen um eine verschieden gestaltete, kahle Fläche, auf der allenfalls noch ein letzter Höcker Platz gehabt hätte (s. ♂ Köpfchen Abb. 33/1, ♀ Köpfchen Abb. 48/1).

Noch ehe die letzten PI-Höcker am Köpfchenscheitel ausgegliedert werden, beginnen die beiden basalen PI-Höcker ihrerseits mit einer Gliederung (Abb. 24—27). Wenn das Köpfchen allerdings nur aus wenigen PI besteht, kann die letzte PI schon ausgegliedert sein, ehe die basalen PI zur Blütenbildung schreiten (Abb. 19). Zentripetal werden auf den basalen PI-Höckern bis zu 25 Blütenhöcker angelegt, die ganz überwiegend mit einem Tragblatt versehen sind (Abb. 25/2, 26/2 u. 28). Wie oben schon erwähnt, nimmt die Größe der PI-Höcker akropetal ab, und zwar ohne diese Unterschiede im Laufe des weiteren Wachstums auszugleichen; demzufolge verringert sich die Blütenzahl an den oberen PI. Anfangs nimmt die Zahl der Blüten um 5—2 ab, dann um 2—1, bis schließlich die obersten PI aus 1 Blüte bestehen. Bei den basalen und mittleren PI findet sich ein deutlich offener Scheitel. Bei den wenigblütigen oberen PI ist er oft nicht mehr zu erkennen, und bei den einblütigen obersten PI verbraucht die einzige Blüte den Kegel (cf. Abb. 33/1 und 48/1). Auf das hier berührte Problem der terminalen Ausgliederungen wird später p. 391 eingegangen.

Die Stellung der Blüten an den PI folgt einem ähnlichen Muster wie die Anordnung der PI an den Köpfchen: zuerst werden in der Transversalen zwei laterale Blütenhöcker ausgegliedert, diesen schließen sich dann in spiraliger Anordnung die weiteren Blüten an (s. Diagramm Abb. 26/3). Die Größe der Blütenhöcker nimmt bei den männlichen Blüten zum Zentrum der PI hin immer mehr ab, so daß die Blüten 8—1staminal sind, während die weiblichen Blütenhöcker keine auffälligen Größenunterschiede zeigen (vgl. Abb. 33/1 mit 48/1). Die Blüten mit dimerem Pistill sind ohne Regel unter die mit pseudomonomerem verstreut (Abb. 41 u. 45).

Die Individualität der weiblichen Blüten ist wesentlich ausgeprägter als jene der männlichen und muß für die Deutung der männlichen Blüten herangezogen werden. Daher sei hier zuerst auf die weiblichen Blüten eingegangen.

2. Bau der weiblichen Blüten

Die weiblichen Blüten bestehen aus einem Fruchtknoten, der von mehreren schuppenförmigen Tepalen umgeben ist. Bei den rezenten Sparganien umschließt der Fruchtknoten ganz überwiegend nur eine Karpellhöhle (Tafel 6, Fig. 4) und trägt nur eine Narbe. Sehr selten in der Untergattung *Xanthosparganium* und häufig bei einigen Sippen (*S. erectum* subsp. *erectum*, *S. eurycarpum* und *S. stoloniferum*, welche eventuell alle identisch sind, sowie *S. greenei*) der Untergattung *Sparganium* findet man dimere Pistille, die aus zwei vollständigen Karpellen mit je einer Karpellhöhle, einem gemeinsamen Griffelabschnitt (Tafel 6, Fig. 3) und je einer Narbe bestehen. Bei der Untergattung *Sparganium* kann noch ein mehr oder weniger gut ausgebildetes drittes Karpell dem synkarpen Gynoeceum eingegliedert sein.

Das fossile *Sparganium multiloculare* (sec. Kirchheimer 1957: 351) zeigt sogar zwei bis fünf Karpellhöhlen. Die Evolutionsrichtung dieser gleitenden Reihe liegt auf der Hand. Besonders interessant ist die Frage, wie die Pflanze den Schritt vom dimeren synkarpen Gynoeceum zum einfächerigen Pistill vollzogen hat. Hier hat Eckardt (1937) nachgewiesen, daß bei den einfächerigen Fruchtknoten Pseudomonomerie vorliegt.

a) Karpellstellung

Die Orientierung des Karpells[5]) ist nicht festgelegt. Es kann sich, bildlich gesprochen, völlig frei um die eigene Achse drehen, in jedem beliebigen Winkel zum PI-Scheitel stehen. Es läßt sich lediglich eine Bevorzugung der adaxialen Stellung erkennen.

Für die Ausmessungen wurden kritisch nur gut orientierte Schnitte verwendet, Köpfchentangentialschnitte wie Abb. 45 und 47, die in ihrer Mitte ein PI-Zentrum erkennen lassen. Es handelt sich bei diesen PI-Zentren um kleine Resthöcker, die man als Achsenende bzw. als oberste rudimentierte Blüten ansehen kann, wie die räumlichen Darstellungen Abb. 38—41 und 43—44 zeigen. Die Blüten sind spiralig um dieses Zentrum gruppiert. Auf Grund dieser Orientierung können in den meisten Fällen die Tragblätter, die sich außer durch ihre Stellung fast nicht von den Perigonblättern unterscheiden (s. S. 376), von diesen getrennt werden. Sofern sich eindeutig ein Tragblatt feststellen ließ, hatte man dadurch den zweiten Bezugspunkt. PI-Scheitel und Tragblatt-Mittelpunkt wurden durch eine Gerade verbunden und der Winkel mit der Karpellmedianen genau bestimmt. Von *Sparganium erectum* wurden 75 pseudomonomere Pistille vermessen, von *S. simplex* nur 25 und in das Schema Abb. 1 eingetragen.

Die geringe statistische Aussagekraft der wenigen Blüten wird aber durch die erstaunliche Übereinstimmung der beiden Arten *S. erectum* und *S. simplex* erhöht. Eine ± adaxiale Stellung weisen doppelt so viele Karpelle auf wie eine ± abaxiale. (In Abb. 1 verhält sich die Zahl der Karpelle im adaxialen [inneren] Halbkreis zu jener im abaxialen bei *S. simplex* wie 16 : 9, bei *S. erectum* 55 : 20, total 71 : 29.) Dabei ist die genau adaxiale Stellung besonders bevorzugt: Im Sektor 0° ± 22,5° stehen bei beiden Arten doppelt so viele Karpelle, wie ihm bei gleichmäßiger Verteilung über alle 8 Sektoren zustehen (*S. simplex* 8 statt 3,1 und *S. erectum* 20 statt 9,6). Ein wenig ist — auch wieder bei beiden Arten — das linke obere Viertel gegenüber dem rechten oberen Viertel gefördert, nämlich 9 : 7 bei *S. simplex* und 33 : 22 bei *S. erectum*, d. h. total 42 : 29.

Wenn auch die bevorzugte Stellung sich also deutlich heraushebt, so ist es doch müßig, sie nun für typisch zu erklären oder gar für phylogenetisch ursprünglich zu halten. Typisch ist eben, daß die Antholyse soweit geht, daß die Karpellstellung beliebig ist.

Noch weniger als die häufigste Karpellstellung hebt sich ein typisches Perigon aus der Mannigfaltigkeit der beobachteten Möglichkeiten heraus.

---

[5]) Hiermit ist im folgenden einfach das fertile Karpell des pseudomonomeren Gynoeceums gemeint.

b) Zahl der Perigonblätter

Besondere Schwierigkeiten für eine Auszählung bereiten die Blütentragblätter und die Tragblätter der oberen PI. Gestaltlich lassen sie sich nicht grundsätzlich von den Perigonblättern unterscheiden, und nach der Stellung kann man oft nicht eindeutig entscheiden, welches von zwei Blättern nun das Tragblatt ist oder ob es überhaupt ausgefallen ist (Abb. 45 und 47; zur Tragblattfrage vergleiche Abb. 3 und Abschnitt d dieses Kapitels). Unzweifelhaft nachweisen läßt es sich nur auf einem bestimmten Primordialhöckerstadium (etwa Abb. 48/1): ganz überwiegend ist es vorhanden. Für Perigonauszählungen ist aber dieses Stadium nicht geeignet, da noch nicht alle Perigonblätter ausgegliedert sind, und ein wenig später, wenn man sicher ist, daß alle Perigonblätter eines kleinen Komplexes angelegt sind, ist in sehr vielen Fällen keine eindeutige Beurteilung mehr möglich.

Um ein möglichst richtiges Bild von der Mannigfaltigkeit zu geben, führe ich im folgenden mehrere Zählungen an (Tabelle 1). Da die Unterscheidung von Tragblatt und Tepalen nicht immer möglich ist, werden beide Kategorien als Hüllblätter zusammengefaßt.

Die Tabelle zeigt eindrücklich, daß Durchschnittswerte nur eine sehr bedingte Aussagekraft haben. Die Endergebnisse der 300 Blüten (Zeile *v*) nähern sich zwar einer Gaussschen Zufallskurve, die Beiträge jedoch, die die einzelnen Schnittserien liefern, entsprechen nicht gerade dieser Zufallsverteilung (vgl. Zeile *a—j*, *p—s*).

So erweist sich die bestechende Folgerung, die man aus den Endergebnissen (Zeile *v*) ziehen möchte, beim näheren Zusehen als nicht zutreffend. Das Maximum liegt bei 4 Hüllblättern; also wird - - möchte man meinen — das typische Monokotylenschema 3 Perigonblätter und 1 Tragblatt, deutlich bevorzugt [cf. Eckardt 1964 a: (42)]. Die exakte Zählung Zeile *k* jedoch widerspricht: Unter den 100 Blüten, die eindeutig ein Tragblatt besitzen, weisen die meisten (49 %) 5 Hüllblätter, also 4 Perigonblätter und 1 Tragblatt auf.

Auffällig sind nun die Prozentsätze der 33 eliminierten Blüten (Zeile *l*), es sieht aus, als seien sie gegenüber den 100 vollständigen Blüten nur um eine Spalte nach links verschoben, als besäßen sie alle kein Tragblatt, also ein Hüllblatt weniger.

Wenn wir dies annehmen, wird wieder wie bei den 100 kritisch ausgewählten Blüten die Bevorzugung des 4blättrigen Perigons deutlich. Die Berechtigung dieser Annahme ist durch die weiter unten beschriebene Einbeziehung des Tragblattes in den Perigonkreis gegeben. Je ausgeprägter sie vorliegt, desto mehr verhält sich das Perigon, als sei kein Tragblatt vorhanden.

Wenn nun die Zählung an beliebigen Querschnitten (Zeile *u*) ein deutliches Maximum für 4 Hüllblätter zeigt, so darf man nach dem Gesagten nicht für alle diese Blüten 3 Tepalen und 1 Tragblatt annehmen, sondern muß auch mit der Gruppe der („tragblattlosen") Blüten mit 4 Tepalen rechnen. Allerdings

Tabelle 1

		Anzahl der Hüllblätter						Summe (= 100 %) und Herkunft der ausgewerteten Blüten
		2	3	4	5	6	7	
		Fl=%	Fl=%	Fl=%	Fl=%	Fl=%	Fl=%	
Sparganium erectum								
IA	*a*			2=20	8=80			10 | beide basal laterale
	b		1= 9	2=18	8=72			11 | PI eines Kö
	c		2=20	5=50	3=30			10 | beide basal laterale
	d		1= 9	4=36	4=36	2=18		11 | PI eines Kö
	e		1=12	1=12	3=36	3=36		8 | je die basal abaxiale
	f		1=10	1=10	6=60	2=20		10 | PI von 2 Kö eines Sz
	g			5=40	7=56	1= 8		13 | je eine PI von 3 Kö
	h	=Abb.45		1=10	3=30	6=60		10 | eines Sz
	i			2=33	4=66			6 |
	j		2=18	6=54	3=27			11 | basal laterale PI
ΣIA	*k*		8	29	49=49	14		100 Fl mit pseudomonomerem Pistill u. Br.
	l	2=6	12=36	15=45	3= 9		1= 3	33 elimin. Fl mit pseudomonomerem Pistill
	m				3=50	3=50		6 Fl mit Br | mit dimerem Pistill
	n			6=100				6 Fl ohne Br | mit dimerem Pistill
ΣI	*o*	2=1	20=14	50=35	55=37	17=12	1= 1	145 Summe der Fl aus 10 PI
IIA	*p*	1=1	16=16	46=46	25=25	11=11	1= 1	100 beliebige Fl | mit pseudomonomerem Pistill
	q		1= 7	7=50	4=29	2=14		13 | beliebige Fl | mit pseudomonomerem Pistill
	r	3=23	2=15	7=54	1= 8			14 | aus 2 Serien | mit pseudomonomerem Pistill
	s		1=10	5=50	4=40			10 beliebige Fl | mit pseudomonomerem Pistill
IIB	*t*			7=39	9=50	2=11		18 belieb. Fl mit dim. Pist.
ΣII	*u*	4=3	20=13	72=46	43=28	15=10	1= 1	155 Summe d. belieb. Fl
Σ I	*o*	2=1	20=14	50=35	55=37	17=12	1= 1	145 Summe d. orientierbaren Fl
ΣI+II	*v*	6=2	40=13	122=40	98=33	32=11	2= 1	300 Summe der ausgewerteten Fl
Sparganium simplex								
III	*w*	=Abb.47	1=10	5=50	2=20	1=10	1=10	10 | je 1 PI von 3 Kö
	x		1=10	3=30	5=50	1=10		10 | einer Pflanze, Fl mit
	y		1=20	3=60	1=20			5 | erkennbarer Br
ΣIII	*z*		3=12	11=44	8=32	2= 8	1= 4	25 Summe der ausgewerteten Fl

I Kritische Zählung an PI von *Sparganium erectum:*

A) Blüten mit pseudomonomerem Gynoeceum:

Zeile k: 100 Blüten, bei denen ein Tragblatt mit großer Sicherheit festgestellt werden konnte. Hierzu wurden Tangentialschnitte durch solche Partialinfloreszenzen ausgesucht, die ihren Scheitel durch rudimentierte Phyl-

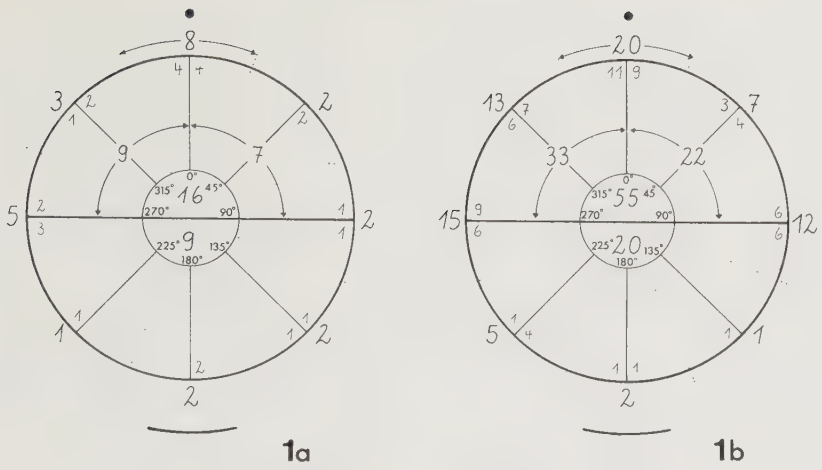


Abb. 1. Statistische Verteilung der Karpellorientierung.
a: *Sparganium simplex*, 25 Blüten; b: *Sparganium erectum*, 75 Blüten mit pseudomonomerem Pistill.

bleibt für diese II. Zählung ein Übergewicht der 3zähligen Perigone, ein Widerspruch zur I. Zählung.

Hier liegt die Vermutung nahe, daß die Blüten der basalen PI, die in der Zählung I ausgewertet wurden, mehr Perigonblätter besitzen als beliebige Tangentialschnitte der Köpfchen, die viele Blüten aus den oberen PI der Köpfchen enthalten. Dies ist jedoch nicht der Fall. Wie Primordialhöckerstudien zeigten, weisen an einem gegebenen weiblichen Köpfchen die oberen PI ebenso reiche Perigone auf wie die basalen.

Die Unterschiede scheinen vielmehr in der Individualität der Pflanzen begründet zu sein. Die PI jeder Schnittserie sind untereinander auffallend ähnlich: ihre Prozentzahlen heben sich in der Tabelle blockartig voneinander ab (vgl. die Zeilen *a* und *b* mit *c* und *d* usw.).

---

lome kennzeichnen und so einen ungefähren Bezugspunkt für die Blütentragblätter erkennen lassen.

Zeile l: 33 Blüten, die aus den vorstehenden Schnittserien eliminiert wurden, weil bei ihnen das Tragblatt fehlt oder fraglich ist.

B) Blüten mit dimerem Gynoeceum:

Zeile m: 6 Blüten mit Tragblatt

Zeile n: 6 Blüten ohne deutlich ansprechbares Tragblatt.

II Zählung der Blüten an beliebigen Blütenquerschnitten, bei denen ich kein PI-Zentrum ausmachen konnte (*Sparganium erectum*):

A) Blüten mit pseudomonomerem Pistill

B) Blüten mit dimerem Pistill

III Kritische Zählung an drei PI von *Sparganium simplex*.

2 = 20 bedeutet: Unter den 10 ausgewerteten Blüten dieser Partialinfloreszenz machen die 2 Blüten mit 4 Hüllblättern 20 % aus.

Die halbfetten Zahlen heben die höchsten Prozentzahlen hervor.

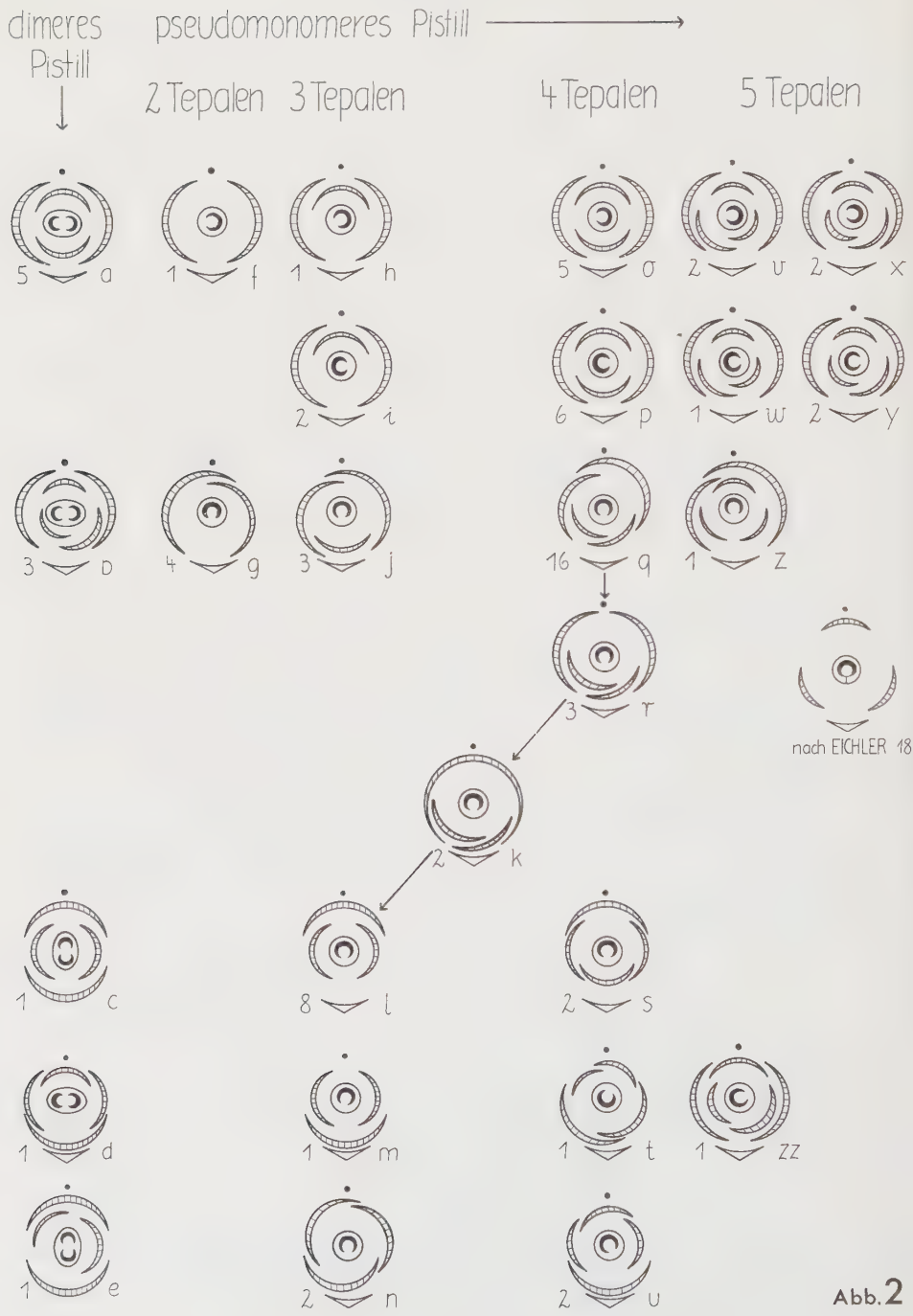

dimeres Pistill
pseudomonomeres Pistill
2 Tepalen
3 Tepalen
4 Tepalen
5 Tepalen
5 a
1 f
1 h
5 σ
2 u
2 x
2 i
6 p
1 w
2 y
3 b
4 g
3 j
16 q
1 z
3 r
nach EICHLER 187
2 k
1 c
8 l
2 s
1 d
1 m
1 t
1 zz
1 e
2 n
2 u

Abb. 2

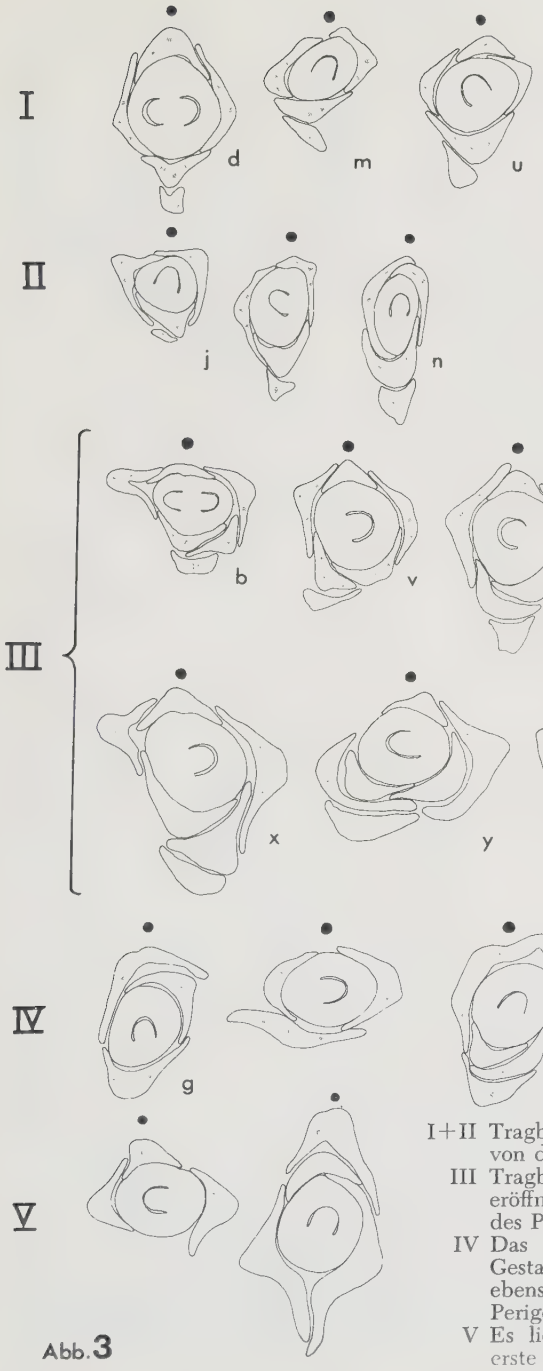


Abb. 3

Abb. 2 (gegenüber). Einige empirische Diagramme weiblicher Blüten von *Sparganium erectum*.

Die Diagramme der Blüten mit pseudomonomerem Gynoeceum wurden nach der Perigonblattzahl in senkrechten Spalten angeordnet. Links eine Spalte von Blüten mit dimerem Gynoeceum.

Von den 100 pseudomonomeren Blüten der kritischen Zählung, s. S. 368—370, wurden hier 68 Blüten für die diagrammatische Darstellung ausgewählt. Die Anzahl der beobachteten Fälle steht links neben jedem Diagramm. Es handelt sich also nur um einen orientierenden, recht willkürlichen Ausschnitt aus der Mannigfaltigkeit.

Abb. 3. Stufen einer Entdifferenzierung. Das Tragblatt verliert schrittweise seine Tragblatteigenschaften und wird den Perigonblättern angeglichen.

Die kleinen Buchstaben neben einzelnen Blütenquerschnitten verweisen auf die entsprechenden Diagramme in Abb. 2.

I+II Tragblatt deutlich, Perigonanordnung von diesem völlig unabhängig.

III Tragblatt noch ± deutlich, Tragblatt eröffnet die genetische Grundspirale des Perigons.

IV Das erste Blütenhüllblatt kann nach Gestalt, Innervation und Stellung ebensogut das Tragblatt wie das erste Perigonblatt sein.

V Es liegt kein Tragblatt vor, da das erste Hüllblatt nicht abaxial steht.

Abb. 5

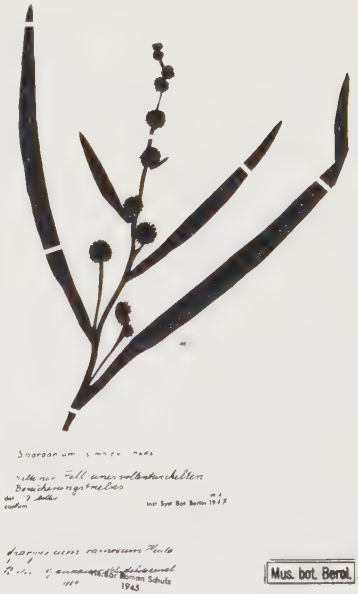
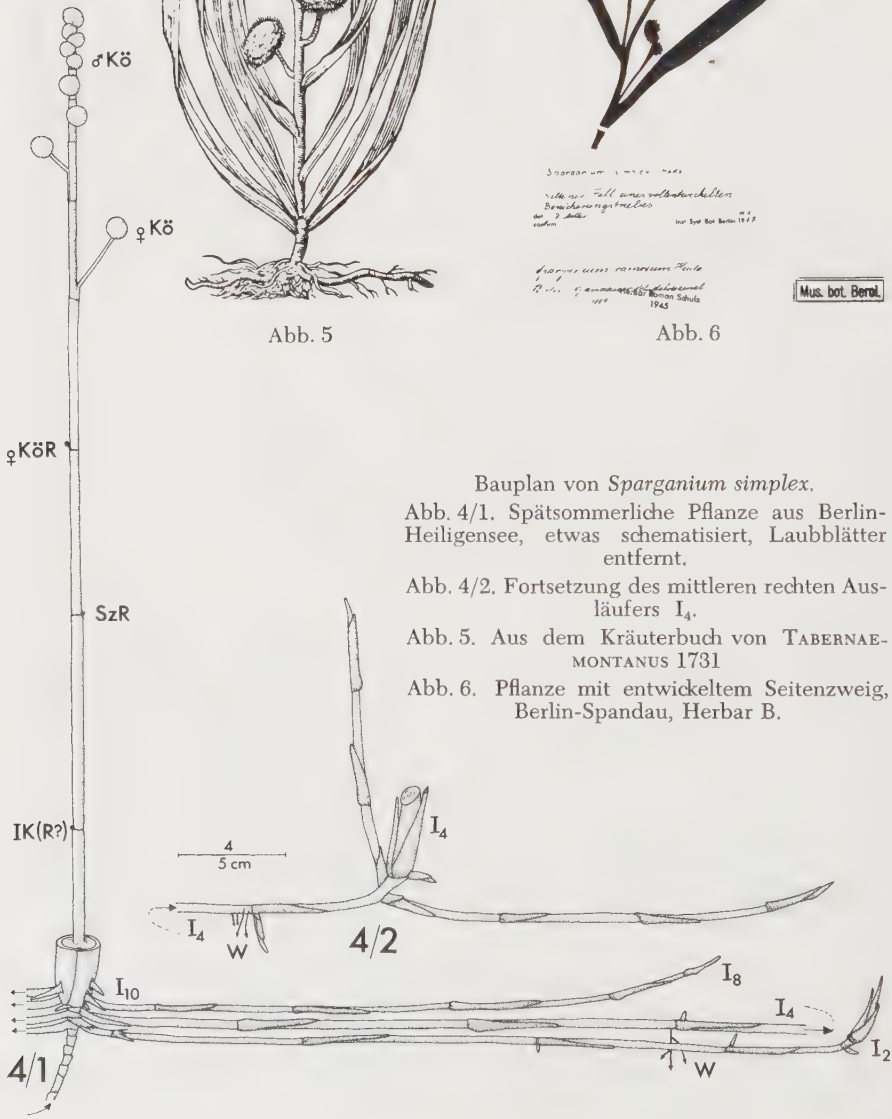


Abb. 6



Bauplan von *Sparganium simplex*.

Abb. 4/1. Spätsommerliche Pflanze aus Berlin-Heiligensee, etwas schematisiert, Laubblätter entfernt.

Abb. 4/2. Fortsetzung des mittleren rechten Ausläufers I_4.

Abb. 5. Aus dem Kräuterbuch von TABERNAEMONTANUS 1731

Abb. 6. Pflanze mit entwickeltem Seitenzweig, Berlin-Spandau, Herbar B.

c) Stellung der Perigonblätter

Die Stellung des Perigons ist sehr variabel. Hier ist eine Fülle verschiedener Möglichkeiten verwirklicht, denn für jede der eben behandelten Perigonblattzahlen gibt es mehrere Anordnungsweisen. Der sehr reizvolle Versuch, hier den Gesetzmäßigkeiten nachzuspüren, wird durch die Schwierigkeiten des Objektes vereitelt. Sobald alle Perigonblätter ausgegliedert sind, läßt sich ihre Entstehungsfolge zu oft nicht mehr mit genügender Sicherheit erkennen. Die Größe der Perigonblätter und ihre Deckungsverhältnisse liefern keine zuverlässigen Anhaltspunkte. So müssen meine Untersuchungen bei der Beschreibung stehen bleiben, und ich kann darüber hinaus nur versuchen, einige wenige Beziehungen anzudeuten.

Abb. 2 versucht die Mannigfaltigkeit der Perigonanordnung diagrammatisch wiederzugeben. Bei den Blüten mit dimerem Pistill (Abb. 2 a—e) sind die Möglichkeiten der Perigonstellung weniger zahlreich und übersichtlicher als bei Blüten mit pseudomonomerem Gynoeceum. Die Perigonblattzahl bewegt sich hier meist nur zwischen vier und fünf, mit deutlicher Bevorzugung von vier. Unter diesen Blüten mit vier Perigonblättern läßt sich sogar eine bevorzugte Stellung der Tepalen erkennen, nämlich in zwei dimeren Wirteln, von denen der äußere transversal und der innere median orientiert ist; mit letzterem alternieren die zwei Karpelle (Abb. 2 a u. c). Da man die Dimerie bei *Sparganium* als primitives Merkmal ansehen muß (gegenüber der Pseudomonomerie), ist man geneigt, diese häufig mit dem dimeren Pistill verknüpfte Perigonstellung als ähnlich ursprünglich anzusehen, und versucht von hier aus, die Anordnungsmöglichkeiten des Perigons bei Blüten mit pseudomonomerem Pistill zu verstehen.

Unter allen auftretenden Perigonblattzahlen findet man jene Fälle besonders häufig, bei denen die beiden äußeren Tepalen mehr oder weniger paarig in der Transversalen stehen (siehe Abb. 48/1, wo die Blüten gerade dieses Entwicklungsstadium der ersten Perigonblattausgliederung zeigen, sowie in Abb. 2 die beiden ersten Zeilen der Diagramme für 2—5 Perigonblätter, und schließlich kann man bei Blüte x in Abb. 47 das Perigon als drei dimere Wirtel deuten). In der 3. und 4. Zeile der Abb. 2 hat sich dieses erste Perigonblattpaar adaxial genähert, entweder stoßen die beiden Tepalen aneinander (Abb. 2 r), oder sie decken sich mit ihren adaxialen Flanken (Abb. 2 g, j, q, z). Neben diesem Regelfall des Aneinander-Vorübergleitens wurden zweimal Verwachsungen zu einem oben einspitzigen Phyllom beobachtet (Abb. 2 k). Diesen Fall kann man als Übergang zu den Typen l und s ansehen, wo das erste (einzelne) Perigonblatt median adaxial steht.

Hier liegt eine überraschende Parallele mit der Entstehung des Vorblattes bei den Monokotylen vor, doch darf man sie wohl bei der Perigonmannigfaltigkeit von *Sparganium* nicht besonders hoch bewerten. Immerhin kann man vielleicht diese Parallele als einen Hinweis darauf ansehen, daß sich im Bauplan der Monokotylen eine Tendenz zur adaxialen Vereinigung von Phyllomen findet.

Für die Stellung der inneren Tepalen der eben behandelten Diagramme sowie für die übrigen Diagramme mag hier der Hinweis genügen, daß anscheinend der sehr variable zeitliche Abstand, mit dem die einzelnen Blätter nacheinander angelegt werden, eine entscheidende Rolle spielt. Bei gleichzeitiger Anlage aller Tepalen kann es zu contorter Aestivation kommen (Abb. 2 n). Je gleichmäßiger die sukzedane Anlage erfolgt, desto stärker ist z. B. die Annäherung an einen Quinkunx (Abb. 2 v, w, x, y). Zwischen diesen beiden Extremen gleichmäßig sukzedaner oder simultaner Anlegung gibt es anscheinend alle Übergänge, mit dem Ergebnis, daß die Symmetrie der Blüten von Aktinomorphie über Disymmetrie zur besonders häufigen Monosymmetrie und schließlich Asymmetrie reicht.

Weitere Erörterungen wären zu hypothetisch, weil das Wissen um die genaue Anlegungsfolge, wie schon gesagt, zu gering ist.

d) Zur Deckblattfrage

Allein auf die Deckblattfrage lohnt es noch etwas näher einzugehen, weil die jüngeren Stadien (wie Abb. 48/1), wo erst wenige Tepalen ausgegliedert sind, noch die Reihenfolge der Ausgliederung erkennen lassen. Man kann hier noch in einzelnen Schritten eine Entdifferenzierung, eine morphologische und funktionelle Angleichung zweier verschiedener Blattypen, verfolgen. Wie üblich beim Typ axillärer Verzweigung, so besitzt auch bei *Sparganium* das Tragblatt im vegetativen Bereich einen sehr ausgeprägten Entwicklungsvorsprung vor seinem Achselprodukt. Dieser Vorsprung verliert sich aber an der Infloreszenzachse von unten nach oben und in die höheren Verzweigungsgrade hinein immer mehr. Bei den Blüten dann kann man das Tragblatt mehr oder weniger berechtigt als das erste Hüllblatt des Blütenhöckers betrachten. Nicht selten scheint das Tragblatt erst vom Blütenhöcker selbst abgegliedert zu werden. Diese Akzeleration in der Entwicklung des Blütenhöckers gegenüber seinem Blütentragblatt ist wahrscheinlich die Ursache für den zunehmenden Verlust der Tragblatteigenschaften.

Abb. 3 veranschaulicht die Stufen dieser Entdifferenzierung:

I Die eindeutigsten Tragblätter zeichnen sich durch ihre geringe Größe, nur einen Nerv und ihre Stellung im Rücken des äußersten Tepalums aus. In diesem seltenen Fall muß das Tragblatt lange vor dem ersten Perigonblatt erschienen sein, da es dessen Stellung nicht beeinflußt hat (Abb. 3 d, m, u).

II Noch deutlich an ihrer Größe erkennbar sind jene Tragblätter, die superponiert einem Tepalum bei contorter Stellung oder hinter dem dritten Tepalum bei schraubiger Stellung stehen. In diesem Fall stehen die ersten zwei Perigonblätter mehr oder weniger adaxial, also nicht mehr ganz unbeeinflußt vom Tragblatt, sondern erwartungsgemäß vom ihm entfernt. Das dritte Perigonblatt wird aber kaum noch von ihm beeinflußt, sonst würde es nicht so ausgeprägt superponiert stehen.

III In den meisten Fällen läßt sich das Tragblatt kaum noch durch seine Größe von den Tepalen unterscheiden, und auch die Zahl seiner Leitbündel kann auf drei ansteigen, z. B. beim Quinkunx. Deutliche Superposition scheint kaum vorzukommen (Abb. 3 b, v, w, x, y, z).

IV Das Tragblatt ist in den Kreis der Tepalen aufgenommen worden und eigentlich nur noch an seiner abaxialen Stellung zu erkennen. Es ist zum ersten Perigonblatt geworden.

V Schließlich braucht das erste Hüllblatt des Blütenhöckers gar nicht mehr abaxial abgegliedert zu werden, sondern kann jede beliebige Stellung einnehmen. Sein Tragblattcharakter ist völlig verloren gegangen.

e) Zur Abhängigkeit der Karpellstellung vom Perigon

Die Beziehungen zwischen der Perigonanordnung und der Karpellstellung sind wegen der zahlreichen Ausnahmen sehr schwer zu fassen. Wie schon aus der Statistik der Karpellstellung zu entnehmen ist, wurden im Verlauf der Evolution nicht die Karpelle bestimmter Blütensektoren reduziert, sondern die verbleibenden Karpelle orientieren sich immer neu, vermutlich in Abhängigkeit von ihrem jeweiligen Perigon. Unter den drei-, zwei- und einfächerigen Pistillen, die eine Pflanze ja an einem Köpfchen nebeneinander haben kann, scheint besonders das Gleichgewicht zwischen zweifächerigem Pistill und zweigliedrigen Perigonwirteln gefestigt zu sein. Die beiden Karpelle stehen hier senkrecht zum jüngsten Perigonwirtel. Für den Fall des transversal orientierten äußeren Perigonwirtels wurde das schon S. 375 erwähnt, trifft aber ebensogut für äußere Perigonwirtel zu, die in der Mediane stehen.

Bei pseudomonomeren Gynoeceen, die von zwei solchen dekussierten Perigonwirteln umgeben sind, bleibt die gleiche Stellung unter Reduktion des linken oder rechten bzw. vorderen oder hinteren Karpells erhalten (Abb. 2 o, p; vgl. auch l). Verschiedene Stellungsmöglichkeiten des Karpells bei gleicher Perigonstellung zeigen z. B. die Diagramme h und i, v und w bzw. x und y. Wie wird hier die Karpellstellung determiniert?

f) Blütendiagramm und Blütenformel

Zusammenfassend möchte ich über die weibliche Blüte sagen, daß ich es für verfehlt halte, ein bestimmtes Diagramm für durchschnittlich oder gar typisch zu erklären. Allenfalls kann man auf das Diagramm (Abb. 2 a) einer Blüte mit dimerem Pistill, als relativ ursprünglich und gefestigt, verweisen. Der hiervon abgeleitete Blütenbau bei pseudomonomerem Gynoeceum ist so mannigfaltig, daß er nur mit Worten, aber nicht diagrammatisch wiedergegeben werden kann: Die Zahl der Perigonblätter schwankt zwischen (1), 2 und 6 (d. h. 2—7 Hüllblätter = Tepalen und Tragblatt), wobei die Extreme recht selten sind. Am häufigsten sind 4 oder 3 Tepalen.

Die weibliche Blütenformel für die rezenten Sparganien lautet:

$$\oplus \text{ bis asymmetrisch } P(1\text{—})3\text{—}4(\text{—}6)\ G(\underline{(3 \rightarrow)1})$$

3. Bau der männlichen Blüten

Noch viel weiter als bei den weiblichen Blüten ist die Auflösung des festen Blütenbauplans bei den männlichen Blüten fortgeschritten. In einer neueren Untersuchung über *Sparganium* beschränkt sich Cook (1962: 252) auf seine eigenen morphologischen Beobachtungen und stellt fest: "In the male capitulum it is difficult to recognize individual flowers the whole capitulum appearing as a mass of stamens and perianth scales." In Anbetracht dieser bescheidenen modernen Äußerung ist erstaunlich, mit welcher Sicherheit ältere Systematiker drei Stamina für die männlichen Blüten angeben. Eichler (1875: 111) weist wenigstens auf die Schwierigkeiten der Beobachtung und die wechselnde Zahl der Organe hin, aber auch er meint: „Im regelmäßigsten Fall wechseln mit diesen Perigonschüppchen drei freie Staubgefäße mit extrorsen Antheren ab, doch kommen häufig auch mehr (bis 8) Staubgefäße vor, die nicht selten zu zweien oder dreien mit den Filamenten verwachsen sind."

Selbst ein ausgezeichneter Beobachter wie Eichler ließ sich hier verleiten, eine Regelmäßigkeit zu sehen, die nicht vorhanden ist: Der erste Teil des eben zitierten Satzes enthält drei nicht zutreffende Aussagen:

1. Die Antheren sind nicht als extrors, sondern allenfalls als mehr oder weniger neutrors zu bezeichnen, wobei die große Schwankungsbreite von intrors bis extrors eigentlich diesen Terminus verbietet (cf. schon Engler 1875: 300).

2. Die Zahl drei kann man schwerlich als Regelfall bezeichnen. Die männlichen Blüten können nach meinen Beobachtungen aus 1—6 Tepalen und 1—8 Stamina bestehen. Dabei finden sich 6—8 Staubblätter, welche Höchstzahl schon Eichler feststellte, nur an den basalen Blüten der basalen PI (cf. Abb. 29 u. 28 Fl_1; Fl_2 dieser PI hat 5 Stamina). Zum Zentrum dieser basalen PI hin werden die Blüten immer kleiner, und sie bestehen schließlich nur noch aus einem Staubblatt mit oder ohne Tepalum und mit oder ohne Tragblatt. Beim Verarmen der PI zum Köpfchenscheitel hin wird sowohl die Zahl der Blüten pro PI als auch die Zahl der Stamina pro Blüte sukzessive reduziert, so daß im oberen Teil des Köpfchens die Blüten mit 1—3 Staubblättern weit überwiegen. (Auf die Verarmung wird S. 389 ff. näher eingegangen.) Im ganzen sind die Blüten mit 2—3 Stamina am häufigsten, aber jene mit 1 oder 4 folgen ohne großen Abstand, und gleitend schließen sich jene mit 5 bis 8 Stamina an. Mit welcher Berechtigung kann man bei einer Verteilungskurve mit so geringen Häufigkeitsunterschieden 3 als Typ bezeichnen?

3. Eichlers Angabe der Alternanz wurde zwar von den späteren Untersuchern Dietz und Engler als normale Stellung bestätigt, aber das Gegenteil ist der Fall: Perigonblätter und Stamina stehen superponiert, wie schon Schnizlein (1845: 11) und mit Einschränkung Goebel (1882: 406) feststellten. Wenn auch diese Stellung im ausgewachsenen Zustand verwischt sein kann, so läßt sie sich ontogenetisch in Abb. 28 u. 29 und leitbündelanatomisch in Abb. 32/3—8 doch mit Sicherheit nachweisen. Wenn man die Leitbündel nach unten verfolgt,

verschmelzen sie im Köpfchenboden zu Tepalum-Stamen-Bündeln, ehe sich diese dann miteinander zu einem Blütenbündel vereinigen.

Diese außergewöhnliche Stellung bedarf einer eingehenden Betrachtung, stellt sie doch die Blütennatur der von Blättchen umgebenen Staubblattgruppen (im folgenden neutral Staminalkomplexe genannt) in Frage. Die oben beschriebene Superposition erlaubt drei Deutungsmöglichkeiten:

a) Die männlichen Blüten sind in Wahrheit Pseudanthien, das Tepalum ist das Tragblatt einer nackten monomeren Blüte = Pseudanthienhypothese.

b) Es liegen achlamydeische Euanthien vor, und die Tepalen sind nur rückwärtige Auswüchse der Antheren = Spaltungshypothese.

c) Es liegen Euanthien mit echter Blütenhülle vor, Tepalum und Staubblatt sind im Sinne von Goebel (1911: 248—262, 1928: 272 u. 1933: 1856) gepaart, d. h. sind in so enge räumliche Beziehung zueinander getreten, daß sie ein Tragblatt-Achselsproßverhältnis vortäuschen = Hypothese der longitudinalen Blattpaarung (1928: 290—291 gebraucht Goebel den Begriff der Blattpaarung in ganz anderem Sinne).

Zunächst möchte man zwar aus der ontogenetischen Beobachtung, daß Tepalum und Stamen bisweilen aus einem Primordium hervorzugehen scheinen, schließen, daß die Möglichkeiten a und c entfallen und folglich nur die Möglichkeit b übrigbleibt. Doch zeigt *Sparganium* in den übrigen Verzweigungsgraden, daß die Tragblattausgliederung gegenüber der Achselsproßentwicklung immer stärker verzögert wird, und schließlich gehen anscheinend beide Organe aus einem Primordium hervor. Da dieser Grenzfall also schon bei den Verzweigungen höheren Grades vorkommt, muß man ihn erst recht bei den Pseudanthien erwarten. Die gleiche Begründung kann auch für die Möglichkeit c herangezogen werden: Bei der „Blattpaarung" treten je zwei Phyllome in so enge Beziehung, als ob es sich um das Tragblatt und das einzige Blatt seines Achselsprosses handelt; warum sollten hier nicht dieselben morphogenetischen Prozesse wirksam sein wie bei der axillären Verzweigung selbst?

Eine sichere Entscheidung für eine der drei Deutungen scheint mir, wenigstens zur Zeit, nicht möglich. Allerdings gibt es mehrere Argumente, die zugunsten der dritten Deutung sprechen:

1. Die unteren Staminalkomplexe der basalen PI weisen besonders viele Stamina auf: Bei Blüte 1 (Fl_1) in Abb. 28 steht noch ein Staubblatt ohne Tepalum in einem Kreis von sechs superponierten Stamina und einem tragblattlosen Stamen, welch letzteres (in der Abbildung unter dem terminalen) ein wenig nach innen gerückt erscheint. Dies spricht relativ deutlich gegen die Pseudanthien- und die Spaltungshypothese; denn nach diesen müßten sämtliche Primordien eines Staminalkomplexes gleichberechtigt sein, jedes Staubblatt also entweder ein Blütentragblatt oder eine rückwärtige Ausgliederung aufweisen. Nach der Theorie der Blattpaarung hingegen ist verständlich, daß sich nur die äußeren Stamina mit Tepalen paaren können.

2. Allen Kriterien zufolge sind die weiblichen und männlichen Köpfchen homolog (Homologiekriterien s. Remane 1956 und Eckardt 1964 b).

a) Lagekriterium: Bei allen Sparganien finden wir weibliche und männliche Köpfchen serial an einer Achse hintereinanderstehend; bei unverzweigten Formen an der Hauptachse, bei verzweigten Formen an den Ästen oder an der Hauptachse oder an beiden (cf. Abb. 9 und Tabelle 2, S. 407).

b) Qualitätskriterium: Bis zur Ausgliederung der weiblichen Blütenhöcker und der Staminalkomplexe lassen sich die Primordien nicht unterscheiden. Die Gestalt der männlichen und weiblichen Blütenhüllblätter zeigt keine wesentlichen Unterschiede.

c) Stetigkeitskriterium: Bisweilen treten gemischtgeschlechtige Köpfchen auf (Tafel 6, Fig. 2).

Also kann man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen:

a) Wenn die Ausgliederungen zweiten Grades an den weiblichen Köpfchen Blüten sind, dann muß es sich auch bei den Staminalkomplexen (als Ausgliederungen zweiten Grades an den männlichen Köpfchen) um Blüten handeln.

b) Wenn das weibliche Perigon nicht auf rückwärtige Ausgliederungen der Karpelle zurückgeführt werden kann, ist es sehr unwahrscheinlich, daß die Hüllblätter des Staminalkomplexes auf diese Weise entstanden sein sollen.

c) Die als Bildungsabweichung aufgetretene Zwitterblüte Abb. 34 weist mit Deutlichkeit auf die Blütennatur der Staminalkomplexe hin.

4. Diskussion zum Köpfchen- und Blütenbau

Was den Köpfchenbau anlangt, so bleibt hier vor allem noch zu klären, wie es geschehen konnte, daß die Doppelköpfchennatur bis heute — abgesehen von Čelakovskýs Vermutung — unerkannt blieb (cf. S. 365; Eichler, Goebel) bzw. von Dietz sogar ausdrücklich „widerlegt" wurde.

Aus den Beschreibungen der vorangegangenen Kapitel und den Abbildungen 32/1, 45—47 geht zur Genüge hervor, daß an älteren oder gar ausgewachsenen Köpfchen die komplexe Natur fast nicht mehr nachweisbar ist und erst recht nicht erstmalig erkannt werden kann. Erst durch die Beobachtung der frühen ontogenetischen Stadien in kontinuierlicher Reihe gelang jetzt die Aufklärung der Köpfchenstruktur. Ohne solche schrittweise Beobachtung kann man bei *Sparganium* nicht erkennen, ob man Primordien von Köpfchen, von PI oder von Blüten vor sich hat.

Aus der kurzen Notiz von Goebel (1882: 406) ohne Abbildung geht nicht näher hervor, welche Stadien er untersucht hat, aber aus der Kürze der Mitteilung kann man schließen, daß es nur wenige waren. Vermutlich hat er die PI-Höcker eines frühen Stadiums für Blütenhöcker gehalten.

Während bei Goebel das falsche Ergebnis noch als Fehlinterpretation einer richtigen, aber unzureichenden Beobachtung deutbar ist, muß die ausführliche Beschreibung der Köpfchenontogenie durch Dietz (1887) als einfach falsch bezeichnet werden. Er hat mehr beschrieben, als er gesehen haben kann: Seine

Beschreibung (1887: 45) (bei mir z. T. auf S. 365 zitiert) erweckt den Eindruck einer kontinuierlichen Beobachtung aller ontogenetischen Stadien. An ganz jungen Köpfchenhöckern mag er die in sanfter Spirale entstehenden PI-Höcker richtig gesehen haben. Ohne nähere Anhaltspunkte identifiziert es sie dann einfach mit den Blütenhöckern wesentlich älterer ontogenetischer Stadien. Hier klafft eine Beobachtungslücke. — Bezeichnend ist seine Bemerkung über die Beobachtungsschwierigkeiten: „Es läßt sich aber dies [die sanft ansteigende Spirallinie] nicht leicht wahrnehmen, weil eines Theils der Druck der sich entwickelnden Brakteen, anderen Theils die von ihrer Stelle mehr oder weniger verschobene Köpfchenspitze die regelmäßige Entwicklung der Spirallinie störend beeinflussen." Diese Worte erwecken den Eindruck, als habe Dietz die Spirallinie an den älteren Stadien trotz der erwähnten Schwierigkeiten gesehen. Mit dem Wissen um den richtigen Köpfchenaufbau muß man heute schließen, daß er sie gar nicht gesehen haben kann.

Auf Čelakovskýs Argumente gegen den einfach racemosen Bau, z. B. die wechselnde Karpellstellung, geht er überhaupt nicht ein. Er erwähnt lediglich an unpassender Stelle, nämlich bei seiner Behandlung des männlichen Köpfchens (1887: 41), daß er Čelakovskýs Vermutung nicht für richtig halte. Auf p. 48 schildert Dietz dann als seine Beobachtung eine Karpellstellung am Köpfchen, wie sie sich aus Eichlers Diagramm und der Hypothese eines einfach racemosen Köpfchenbaus ergibt: „Soviel ist jedoch wahrzunehmen, daß an der Kugeloberfläche irgendwo ein Mittelpunkt sei, um welchen die Blüthen so stehen, daß die Deckblätter von ihm abgewandt, gegen den Anheftungspunkt des Köpfchens liegen. Die Narben sind mit ihren oberen Seiten nach unten, nach dem Boden oder h ö c h s t e n s [von mir gesperrt] etwas seitwärts gerichtet, sodaß im Mittelpunkt — der eigentlichen Spitze des Blüthenstandbodens des Köpfchens sich Blüthen finden, welche mit ihren Narben gegeneinander gewendet sind. Die Narben biegen sich übrigens etwas aufwärts. Doch ist diese Stellung nicht leicht zu bestimmen, da in Folge des wechselseitigen Druckes einige der Blüthen in ihrer Stellung Veränderungen erleiden." Wieder findet sich am Ende eine Bemerkung, aus der man herauslesen kann, daß er seine hypothetische Stellung eigentlich nur in das Objekt hineingelesen hat.

Čelakovskýs Vermutung über die komplexe Natur der Köpfchen entstand wohl vergleichend morphologisch aus der Beobachtung, daß bei *Typha* die weiblichen Blüten in racemosen Partialinfloreszenzen (den Pedizellen = Ramuli oder weiblichen Zweiglein) stehen. Als wichtigsten Anhaltspunkt bei *Sparganium* fand er, daß die Karpelle nicht alle gleichmäßig orientiert sind. Wie ich auf S. 368 gezeigt habe, steht die Karpellorientierung bei *Sparganium* in keiner festen Beziehung zur Abstammungsachse der Blüte. Ein Zusammenhang ist nur statistisch erfaßbar, und somit erweist sich Čelakovskýs Hauptargument für *Sparganium* als unbrauchbar. Ebensowenig treffen Čelakovskýs weitere zwei Hinweise zu: Einen Zusammenhang zwischen PI-Bau und gelegentlicher Verwachsung der basalen Teile von 2—3 Blüten konnte ich nicht fin-

den, ebensowenig war ein solcher zwischen Blütengröße und PI-Bau festzustellen (jedenfalls nicht am ♀ Köpfchen; vgl. S. 371 und Abb. 38, 40, 41 und 48/1; am ♂ Köpfchen jedoch ja, vgl. S. 378 ff. und Abb. 28).

Wenn auch im vorangehenden sämtliche Argumente Čelakovskýs entkräftet wurden, so hat sich doch sein Grundgedanke voll und ganz bestätigt.

Merkwürdig ist, mit welcher Sicherheit Eichler (1875: 111) die Perigonstellung seines weiblichen Diagramms als den Regelfall darstellt: „Bei den weiblichen Blüthen ist das Deckblatt entwickelt, Vorblätter fehlen, das Perigon besteht aus 3 Schüppchen, von denen das unpaare median nach hinten fällt (ausnahmsweise 2 transversal) . . .“ Unter den ca. 25 empirischen Diagrammen der weiblichen Blüte, die ich in Abb. 2 wiedergebe, ist eine solche Wirtelstellung nicht vorhanden. Die von mir recht häufig aufgefundene transversale Stellung der äußeren Perigonblätter wird von Eichler wenigstens als Ausnahme beschrieben, von Dietz (1887) dagegen völlig unbeachtet gelassen. Nach Berücksichtigung eines weit umfassenderen Materials verschiedener Herkunft, als für die Diagramme der Abb. 2 benutzt wurde, halte ich es für fast ausgeschlossen, daß es Populationen gibt, deren weibliche Perigone Eichlers Diagramm als Regelfall zeigen.

Dietz scheint sich bei der Beschreibung der weiblichen Blüte wesentlich mehr an das Eichlersche Diagramm als an sein Objekt *Sparganium* gehalten zu haben: Er beschreibt für die äußeren Perigonblätter die Stellungsverhältnisse von Eichlers Diagramm — ohne jeden Hinweis auf Variabilität — als eigene Untersuchungsergebnisse (1887: 49).

5. Stellung der Infloreszenz im Bauplan

a) *Sparganium simplex*

Das Schema Abb. 4 soll zeigen, wie die Infloreszenz bei *Sparganium simplex* in den Bauplan eingefügt ist und wie sich individuelle Infloreszenzunterschiede vor allem aus dem Umfang der Hemmungszone an der Basis der Infloreszenz ergeben.

An der Pflanze können wir von unten nach oben folgende Parakladientypen unterscheiden:

1. Die Innovationsknospen überraschen durch eine außerordentliche Mannigfaltigkeit räumlicher und zeitlicher Verknüpfung. Die basalen Knospen der Rosettenzone treiben noch vor der Blüte ihres Muttersprosses proleptisch aus und bilden nach Plagiopodien von meist mehreren Dezimetern Länge neue Rosetten, deren basale Knospen sofort wieder austreiben (iterative Innovation). Alle Niederblätter (ca. sechs) des distich beblätterten Plagiopodiums außer dem adossierten Vorblatt und oft dem nächsten Blatt besitzen Achselknospen, die früher oder später auch austreiben können und dabei die Blattscheiden durchbrechen. Die Förderung derselben ist meist akroton, kann aber auch ausgesprochen basiton sein. Die oberen Knospen der Rosettenzone verharren vorerst in

Ruhe, ehe auch sie z. B. zur Blütezeit des Muttersprosses austreiben. Meist bleiben dabei einige Knospen zwischen ihnen und den oben erwähnten basalen Ausläufern sitzen. Die obersten ein oder zwei Knospen sind meist orthotrop orientiert (intravaginal), und wohl abhängig vom Wasserstand kann das oberste Internodium sich strecken und also an der Stengelbildung teilnehmend die Knospe noch weiter in die „gewünschte" Richtung befördern. Wenn diese Streckung schon sehr früh einsetzt, wird die oberste Innovationsknospe konkauleszent am Stengel emporgezogen; ihr Vorblatt ist im Unterschied zu den unteren Ausläuferknospen nicht steril (cf. Abb. 49). Gelegentlich ist auch ein basaler Ausläufer von Anfang an orthotrop orientiert (Abb. 4/2 am diesjährigen Rosettentrieb). Bei anderen Ausläufern ist das Plagiopodium auf wenige Millimeter verkürzt. Diese Beispiele zeigen wohl deutlich, wie die Mutterpflanze nah und fern in verschiedenen Höhenlagen ihre zahlreichen verschieden alten Innovationstriebe und -knospen verteilt und somit die vegetative Vermehrung sehr wirksam gestaltet.

Graebner (1900 a und 1900 b, jeweils p. 2—3) schildert die Innovationsverhältnisse von *Sparganium* wesentlich starrer: In den Achseln bestimmter Laubblätter erscheinen zwei besonders große Knospen, die den Winter überdauern und im nächsten Frühjahr[6]) in eine lange Grundachse austreiben. Die Knospen der Niederblätter treiben nach seiner Beobachtung nur bei Verletzung der Ausläuferspitze aus. Hier liegen offenbar nur Frühjahrsbeobachtungen vor, von denen aus extrapoliert wurde und die zudem stark von dem Vergleich mit den Dichasien der Pandanaceen beeinflußt wurden.

2. Die Knospen der Hemmungszone sitzen auf langgestreckten Internodien und vollziehen so die Separation der floralen von der vegetativen Region. Auch ihrem Aufbau nach nehmen diese Knospen eine Zwischenstellung ein; vegetative und florale Merkmale durchdringen sich gesetzmäßig in verschiedenem Ausmaß, und zwar weisen die unteren Knospen noch einige vegetative Merkmale auf, die sich nach oben zur entfalteten Infloreszenz hin allmählich verlieren:

a) Die Knospe auf dem ersten vollgestreckten Internodium wird in der Regel als Köpfchen tragender Seitenzweig (Bereicherungstrieb) angelegt (Abb. 50—53), kommt aber nur sehr selten zur Entwicklung (an 5 Pflanzen festgestellt, z. B. Abb. 6 u. 54). Bisweilen kann man zwei derartige Knospen beobachten. Wie schon bei der obersten Innovationsknospe ist auch hier das Vorblatt im allgemeinen mit einer Achselknospe ausgestattet, und zwar ist diese um so größer, je stärker die Bereicherungsknospe ist (zunehmende Basitonie der Parakladien im floralen Bereich). In Abb. 50/3 ist Doppelköpfchen 1 (= VbKö = $DK\ddot{o}_1$) kleiner als $DK\ddot{o}_2$, bei den wesentlich kräftigeren Seitenzweigen in Abb. 51, 52, 53 und 54/2 ist die Vorblattknospe, $DK\ddot{o}_1$, dagegen bedeutend größer als sämtliche folgenden.

[6]) Seine Fig. 1 (1900 b) einer blühenden Pflanze zeigt übrigens schon ausgetriebene Ausläufer bei der Anlage ihrer Rosetten!

Ebenfalls abhängig von der Stärke der Bereicherungstriebe ist deren Blattstellung: Bei schwächeren stehen die ersten 2—3 Blätter wie im vegetativen Bereich distich in der Mediane, ehe die Dispersion einsetzt (Abb. 50/2 und 51). Bei kräftigeren kann schon das Vorblatt mehr oder weniger in die Transversale rücken und die Dispersion einleiten (Abb. 52, 53, 54). Bei einer vegetativen Knospe (Abb. 49) umfaßt jedes Blatt immer spitztütenartig den ganzen jüngeren Sproßabschnitt. Die Blätter im Infloreszenzbereich dagegen verlieren diese Eigenschaft nach und nach. Das Vorblatt umhüllt bei weniger gut entwickeltem Bereicherungstrieb noch die ganze Knospe, nur manchmal schauen die obersten 2—3 Köpfchen heraus (Abb. 50/1). Ist das Vorblatt in die Transversale verlagert, bei stärkerem Bereicherungstrieb, so umgreift es nicht mehr den ganzen Sproß, sondern sitzt halbstengelumfassend, ohne sein axilläres Doppelköpfchen völlig einzuhüllen (Abb. 54/1 u. 2). Die übrigen Blätter des Seitensprosses werden zur Sproßspitze hin immer kleiner und sitzen mit immer schmälerer Basis an. Der Bereicherungstrieb kann also zwar noch einige wenige vegetative Merkmale aufweisen, besitzt aber keinen vegetativen Unterbau mehr.

b) Bei stark ausgeprägter Hemmungszone ist die Knospe für den Bereicherungstrieb nur schwach entwickelt, und die Hemmung erfaßt oft noch die unteren 1—2 weiblichen Köpfchen an der Hauptachse (Abb. 4).

3. Die Köpfchen der entwickelten Infloreszenz setzen anfangs die Distichie des vegetativen Bereichs fort, ehe sie im oberen männlichen Abschnitt in eine schraubige Stellung übergehen. Stärkere Pflanzen tragen 4—6 entwickelte Köpfchen, die sich in der Art ihrer Insertion auffällig unterscheiden: Bei einer möglichst vollständigen Abfolge der Köpfchen ist das unterste Köpfchen richtig achselständig und lang gestielt[7]), das darüberliegende erheblich konkauleszent emporgehoben, ehe es mehr oder weniger lang gestielt ist. Beim dritten fällt die Stielung fort, es ist konkauleszent der Achse dicht angedrückt, während das nächste Köpfchen so sehr der Achse angepreßt ist, daß es sie zu umgreifen scheint; bei letzterem Köpfchen nimmt die Konkauleszenz meist schon wieder ab, und die nächsten 1—2 Köpfchen sitzen axillär.

Minder vollständige Abfolgen können auf zweierlei Weise zustande kommen:

a) Durch eine Raffung kann z. B. schon auf ein axillär gestieltes Köpfchen ein konkauleszent sitzendes folgen.

b) Die untersten 1—2 Köpfchen können in die Hemmungszone einbezogen werden, und die Abfolge der entwickelten Köpfchen beginnt also mit einem konkauleszent gestielten oder gar einem konkauleszent sitzenden.

---

[7]) Die gestielten Köpfchen von *S. simplex* entsprechen nicht, wie Dietz (1887: 39) vermutet, den gestielten ♀ Köpfchen, die bei *S. erectum* unterhalb der Seitenzweige vorkommen können; bei *S. simplex* handelt es sich um Doppelköpfchen der Hauptachse, die gestielt sind, bei *S. erectum* dagegen um das unterste sitzende Köpfchen eines Seitenzweiges, dessen unterer Teil nur einen Köpfchenstiel vortäuscht, da seine oberen Köpfchen verkümmert sind (cf. p. 408).

Die Raffung ist nur in beschränktem Umfange möglich: Pflanzen von *Sparganium simplex*, die ihre Insertionsfolge mit axillär gestielten Köpfchen eröffnen, besitzen immer mindestens vier weibliche Köpfchen. Bei den häufigen Pflanzen mit drei und zwei weiblichen Köpfchen ist die zweite Möglichkeit die augenfälligere Art und Weise der Verkürzung. Die Trennung der beiden Möglichkeiten geschieht hier nur der Übersichtlichkeit halber, im Grunde handelt es sich um die Überlagerung mehrerer nur in gewissen Grenzen unabhängiger Wachstumsprozesse:

Die Stielung beginnt mit einem Maximum und nimmt akropetal so rasch ab, daß sie nie die obersten weiblichen Köpfchen erreicht. Letztere sind also stets sitzend.

Die Konkauleszenz ist auch nur auf einen bestimmten Abschnitt der Infloreszenz beschränkt. Bei der vollentwickelten Infloreszenz fehlt sie an dem untersten Köpfchen, erreicht dann ein Maximum und klingt nach oben bei den letzten weiblichen oder den ersten männlichen Köpfchen wieder aus. Wenn die Konkauleszenz die Grenze vom weiblichen zum männlichen Abschnitt überschreitet, kann das erste männliche Köpfchen stärker konkauleszent als das letzte weibliche sein (Separation von männlichem und weiblichem Abschnitt), also gleichsam ein zweites Maximum der Konkauleszenzkurve auftreten.

Die Überlagerung dieser beiden Faktoren führt zu einer charakteristischen, aber nicht starren Abfolge der Köpfchen, welche schließlich noch durch die Hemmungszone ihrer basalen Köpfchen beraubt werden kann, im Extremfall sogar des ganzen weiblichen Infloreszenzabschnittes. Das phänotypische Erscheinen der Merkmale Konkauleszenz und Stielung ist also von der Zahl der weiblichen Köpfchen abhängig.

Eine Schilderung der verschiedenen Varianten der Abfolge würde hier den Rahmen sprengen und nichts wesentlich Neues bringen: die Fülle der beobachteten Einzelfälle scheint sich zwanglos aus dem Zusammenspiel der erwähnten Faktoren zu ergeben.

An der Grenze vom weiblichen zum männlichen Abschnitt der Infloreszenz besteht bei *S. simplex* die Tendenz zur Ausbildung eines längeren Internodiums (Separation). Im übrigen ist die Internodienlänge im männlichen Abschnitt auffallend variabel: Manche Köpfchen sitzen so genähert, daß sie zweizählige Quirle zu bilden scheinen. Die oberen Internodien bleiben ungestreckt, so daß die Gesamtheit der oberen Doppelköpfchen als dreifach racemoses Endköpfchen[8]) gedrängt bleibt.

---

[8]) Wie bei den Doppelbotryen von *Sparganium* (Anmerkung 4, S. 366) möchte ich auch hier weiterhin von (End)köpfchen sprechen können. Wenn ich im folgenden die dreifach racemose Struktur betonen will, benutze ich den Terminus Endkonglomerat. Dieses Endköpfchen wurde bisher allgemein als terminales, den seitlichen Köpfchen entsprechendes Köpfchen aufgefaßt (z. B. Čelakovský 1885: 620 u. 622, Dietz 1887: 41, auch noch Goebel 1931, Fig. 202). Nur Ascherson & Graebner (1897:

b) *Sparganium minimum*

Um die kleinen Westberliner Vorkommen von *S. minimum* zu schonen, verzichtete ich vorläufig auf eine Untersuchung der Innovationsverhältnisse und beschränkte die Analyse der subfloralen Hemmungszone auf wenige Stengel.

Wie schon Rothert (1910) herausstellt, ist bei *S. minimum* die Zahl der gestreckten Internodien unter der Infloreszenz besonders groß. Rothert gibt (4)5—7(9) „vegetative Internodien" an, wobei offen bleibt, ob er sämtliche Internodien gezählt hat oder ob er das oberste nicht in seine Zählung einbezog, weil es ja eine genetische Einheit mit dem untersten entwickelten Köpfchen bildet. Bei den neun von mir untersuchten Stengeln bewegte sich die Anzahl der Knoten unter der Infloreszenz zwischen 5 und 8, während ich bei *S. simplex* nur 1—3 solche Stengelknoten beobachten konnte. Welch Kontrast zwischen beiden Arten, besonders im Hinblick auf die wenigen Blütenköpfchen bei *S. minimum!*

Während bei *S. simplex* nur 1(—2) Innovationsknospen auf mehr oder weniger gestrecktem Internodium stehen, können sich bei *S. minimum* noch die 1—4, meist 2—3 oberen Internodien der Innovationszone etwas strecken und also in die Stengelbildung einbezogen werden. Weiterhin kann bei *S. minimum* auch die Zahl der gehemmten Köpfchen größer sein: bis zu 4 (meist 2) gegenüber 0—2 bei *S. simplex*. Doch im wesentlichsten Merkmal stimmen die subfloralen Abschnitte beider Arten überein: *S. minimum* legt ebenso wie *S. simplex* stets 1—2 Seitenzweige an.

c) *Sparganium erectum*

Die Innovationsverhältnisse von *S. erectum* weichen nicht wesentlich von jenen bei *S. simplex* ab. Im allgemeinen gelangen wohl weniger Innovationsknospen zur Entwicklung als bei letzterer Art, doch wurden mehrfach 8 oder 9 austreibende Ausläufer an einer herbstlichen Rosette beobachtet.

Der wichtigste Unterschied der Ramosum-Gruppe zu allen übrigen Arten der Gattung liegt in der Vielzahl der Seitenzweige. Die Anzahl kann in für *Sparganium* erstaunlich weiten Grenzen schwanken. An Berliner Wildpflanzen von *S. erectum* subsp. *erectum* wurden nicht selten 8—9 entwickelte Seitenzweige festgestellt, während bei Kümmerpflanzen der subsp. *neglectum* im Botanischen Garten Berlin im Extremfall kein Seitenzweig zur Blüte kam. Im Durchschnitt werden 2—5 zwittrige Zweige mit unten weiblichen und oben männlichen Köpfchen sowie darüber ein rein männlicher Seitenzweig entwickelt. Oberhalb der Seitenzweige trägt die Hauptachse — abgesehen von dem einmal

279) sprechen von „seitenständigen oder scheinbar endständigen (durch Anhäufung verkürzter Seitensprosse) kugeligen Köpfchen", was zwar Hegi 1906, aber noch nicht einmal Graebner in seiner Monographie 1900 b aufgreift (Sperrung von mir). Graebner spricht 1900 b: 2 nur von „capitulis ... lateralibus et terminalibus".

beobachteten Falle einer extremen Kümmerpflanze, cf. S. 403, a) 2 und Tab. 2, S. 407 — stets nur männliche Köpfchen[9]).

Wie bei *S. simplex* wird die Separation der Infloreszenz von der Rosette durch einen Stengel aus wenigen gestreckten Internodien vollzogen. Zum Internodium des untersten entwickelten Seitenzweiges kommt eine Hemmungszone aus 1—2 Sproßgliedern mit verkümmerten Seitenzweigen und eventuell dem kurzgestreckten obersten Internodium der Innovationszone. Die Internodien können allerdings ganz andere Dimensionen als bei *S. simplex* erreichen: an Berliner Wildpflanzen wurde z. B. für das unterste Internodium bis zu 36 cm gemessen.

Die Blattstellungsfolge an der Hauptachse geht aus dem Diagramm Abb. 35/3 hervor. Sie beginnt mit Distichie, geht dann bei den oberen Seitenzweigen in Dispersion über und zeigt schließlich im männlichen Abschnitt mehr oder weniger ausgeprägt zweigliedrige Wirtel. Es liegen also dieselben Verhältnisse wie bei *S. simplex* vor, abgesehen davon, daß bei letzterem die Dispersion erst im männlichen Infloreszenzabschnitt einsetzt.

Offenbar ist der Bauplan bei der Gattung *Sparganium* sehr einheitlich. Nach ihrem Sproßaufbau können diese Sumpf- und Wasserpflanzen als sympodiale Rhizomgeophyten mit iterativer Innovation bezeichnet werden. Die Blattrosette ist relativ scharf begrenzt und schließt mit einer terminalen Infloreszenz oder stirbt anscheinend nach längstens zwei Vegetationsperioden. (Systematische Beobachtungen liegen dafür noch nicht vor.) Sämtliche Knospen der Rosettenzone können zu Innovationssprossen austreiben. Erstaunlich scharf ist der Differenzierungssprung vom obersten Innovationssproß mit seinen zahlreichen vegetativen Knospen zum untersten Seitenzweig der Hemmungszone, bei dem alle Blattachseln außer der oft sterilen Vorblattachsel Doppelköpfchenanlagen tragen.

6. Reduktionen des Köpfchenbaus in der Gesamtinfloreszenz

a) im Endkonglomerat der Hauptachse

Der auf S. 365 ff. geschilderte Doppelköpfchenbau gilt für die typischen seitenständigen Köpfchen der *Sparganium*-Infloreszenz. Er wurde für jene Primordien von *S. erectum* und *simplex* nachgewiesen, von denen man nach ihrer Stellung erwarten kann, daß sie sich zu normalen weiblichen oder männlichen Köpfchen entwickeln würden. Im Bereich der terminalen Köpfchenkonglomerate hingegen, welche die Hauptachse und die Seitenzweige beschließen, kommt es zu charakteristischen Verarmungen, auf die im folgenden eingegangen werden soll. Diese Aufgabe ist zwar reichlich langwierig, aber von fundamentaler Bedeutung für das Verständnis des Infloreszenztyps von *Sparganium*.

[9]) Ob Dietz diesen Fall mehrfach und vielleicht sogar an normal kräftigen Pflanzen gesehen hat, läßt sich aus seiner Äußerung 1887: 40 nicht genügend sicher entnehmen.

Abb. 11 zeigt eine junge Gesamtinfloreszenz von *S. erectum*. Alle Seitensprosse oberhalb der Innovationszone wurden durchnumeriert:
1—8 sind Doppelköpfchen tragende Seitenzweige[10]),
9—29 Seitensprosse[10]) von Doppelköpfchennatur, die unmittelbar an der Hauptachse inseriert sind. Die z. T. schon vorhandene Aufgliederung der Köpfchen in PI und Blüten wurde bei der Übersicht Abb. 11 nicht berücksichtigt. Von den an der Hauptachse sitzenden Doppelköpfchen sind die oberen in PI und die unteren sogar schon weitgehend in Blüten gegliedert: Abb. 17 zeigt ein vergrößertes Doppelköpfchen. Die Doppelköpfchen der Seitenzweige sind weniger weit entwickelt. In der Größe der Seitenzweige zeigt sich eine Mesotonie, die auch bei der ausgewachsenen Infloreszenz erhalten bleibt. In der Gliederung hingegen ist eine akrotone Förderung erkennbar: Der oberste Seitenzweig (Abb. 16, im selben Maßstab wie Köpfchen Abb. 17 vergrößert) zeigt trotz seiner geringen Größe schon eine Gliederung seiner oberen Doppelköpfchen in PI (Abb. 16/2), der unteren in PI und Blüten (nicht gezeichnet; sieht ähnlich wie Abb. 17 aus). An den mittleren Seitenzweigen dagegen lassen nur die unteren Köpfchen eine schwache Gliederung erkennen.

Der Hauptscheitel ist noch nicht aufgebraucht, er kann noch mehrere Seitensprosse ausgliedern. Doch werden sie sich nicht mehr zu selbständigen Köpfchen entwickeln: die Primordien 26 und 27 sind auffallend kleiner als 25 und die vorangegangenen und deuten damit an, daß wir uns im Bereich[11]) des Endkonglomerates befinden. Ein entsprechender Größensprung zeigt sich am rein männlichen Zweig (Abb. 16/1) zwischen den Köpfchen 7 (nicht zu sehen; fast ebenso groß wie 6) und 8: Größenunterschiede von einem solchen Ausmaß finden sich nie bei unteren Primordien, die sich gemäß ihrer Lage zu selbständigen Köpfchen entwickeln werden.

Die sprunghafte Abnahme der Größe wird im Verlauf der weiteren Ontogenie nicht ausgeglichen, sondern im Gegenteil läßt der in seiner Teilungsaktivität erlahmende Scheitel die Größenunterschiede zwischen seinen aufeinanderfolgenden Seitensprossen erheblich anwachsen. In Abb. 35/2 ist z. B. der ganze Seitensproß 25 (= DKö 17) nur unwesentlich größer als eine basal laterale PI von Seitensproß 22 (= DKö 14, rechte PI plastisch durch Punktierung), der seinerseits nicht viel größer ist als die basal adaxiale PI ("3) des Doppelköpfchens 4 (= Seitensproß 12 = Abb. 33/1; die fortgelassenen basal

---

[10]) Der Terminus Seitenzweig bezeichnet bei *Sparganium* in herkömmlicher Weise jene Seitensprosse, die Doppelköpfchen tragen, und sollte auch künftig darauf beschränkt bleiben.

Als Seitensprosse seien im folgenden vorübergehend alle Seitenachsen oberhalb der Innovationszone bezeichnet, um einen neutralen Ausdruck für diese Verzweigungssysteme zu besitzen, solange ihre Doppelköpfchennatur in unmittelbarer Nähe des Hauptscheitels noch nicht nachgewiesen ist.

[11]) Die genaue Grenze des Endkonglomerates läßt sich nicht angeben. Sie wird später irgendwo einige Köpfchen unterhalb der deutlichen Größenabnahme zu liegen kommen.

lateralen PI dieses Köpfchens sind zusammen etwa ebenso groß wie der ganze gezeichnete Köpfchenanteil).

Wie die etwa gleich großen Staubblattanlagen an Köpfchen 4 (Abb. 33/1) und an den obersten Seitensprossen im Bereich des Endkonglomerates (Abb. 35/2) zeigen, erreichen alle diese Seitensprosse fast gleichzeitig dasselbe Entwicklungsstadium trotz ihres sehr verschiedenen Anlegungsalters. Die jüngeren Seitensprosse entwickeln sich also „schneller" als die älteren. Um deren Entwicklungsvorsprung einzuholen, gliedern sie sich in PI und Blüten und schreiten zur Ausbildung der Stamina, noch ehe sie die Größe ihrer Vorgänger bei dem entsprechenden Gliederungsschritt erreicht haben. Zur Zeit der Anthese sind die Entwicklungsunterschiede, die durch die Anlegungsfolge entstanden waren, auf ein Minimum reduziert.

Diese Verhältnisse führen notwendig zu einer akropetalen Abnahme der Organzahl pro Seitensproß, was durch einen Vergleich der genannten Abbildungen anschaulich belegt ist.

Die Art und Weise der Verarmung in unmittelbarer Scheitelnähe zu ermitteln ist jedoch wesentlich schwieriger, als es zunächst den Anschein hat.

Die unvoreingenommene Betrachtung der beiden Hauptscheitel Abb. 35/2 und 36/1 zeigt rasch, daß bei der terminalen Staubblattgruppe (jeweils Köpfchen 21, 20 und 19 bzw. 23, 22, 21 zusammen) keine Endblüte vorliegt, sondern daß der Hauptscheitel selbst offen ist (schwarze Fläche). Die Tragblätter von Köpfchen 19, 20 und 21, bzw. 21, 22 und 23 setzen nämlich die Schraube der Seitensproßtragblätter einfach fort und schließen auch in ihrer Gestalt kontinuierlich an jene an, sind also mit ihnen homolog und geben keinerlei Hinweis, daß es sich um Tepalen handeln könnte.

Welcher Natur sind nun die Achselsprosse dieser Tragblätter? Am nächsten liegt die Deutung, daß es sich um Blüten handelt, und entsprechend läßt sich z. B. der Seitensproß 23 der Abb. 35/2 als einfach racemose Blütenanordnung verstehen. Doch wo liegt die Grenze zwischen den verschiedenen Seitensproßtypen, d. h. den Einzelblüten, den Botryen und den Doppelbotryen? Eine ganz andere Deutung drängt sich auf, wenn man nicht basipetal vom Hauptscheitel ausgeht, sondern akropetal von den unteren Doppelköpfchen.

Gegenüber dem normalen Doppelköpfchen 4 (Abb. 33/1) ist Doppelköpfchen 14 (= Seitensproß 22) in Abb. 35/2 schon erheblich verarmt, ist aber gerade noch als Doppelköpfchen zu erkennen. Die rechte basale PI zeigt noch zwei Blüten mit je zwei Staubblatthöckern (x und y), sämtliche übrigen Blüten dieses Doppelköpfchens außer an der linken basalen PI besitzen anscheinend nur noch ein Staubblatt. Es gelang mir nicht, den Bau dieses Köpfchens bis ins letzte Detail zu klären, aber die entscheidenden Stationen der Verarmung sind deutlich. Bei der schräg adaxial links gelegenen PI_5 wurden nur die beiden stärksten, die beiden lateralen Blüten angelegt, und entsprechend müssen die zwei benachbarten Staubblätter der folgenden PI_6 als zwei verschiedenen Blüten zugehörig gedeutet werden. Vor und hinter dem Köpfchenscheitel steht

noch je ein Staubblatt, nur zu dem vorderen gehört noch ein Blättchen: offenbar handelt es sich um die vorletzte PI.

Bei Köpfchen 15 bestehen nur noch die 4 basalen PI aus je zwei Blüten; daß es sich hier jeweils um zwei Blüten aus je einem Staubblatt und nicht um eine Blüte mit zwei Stamina handelt, zeigt das Verhalten von Köpfchen 14, wo Blüten mit zwei Staubblättern schon eine Ausnahme sind. Die übrigen PI von Köpfchen 15 bestehen nur noch aus monomeren männlichen Blüten, was auch für Köpfchen 16 bis 21 (= Seitensproß 24 bis 29) gilt. Entsprechend läßt Köpfchen 17 noch etwa acht PI erkennen, Köpfchen 19 noch drei, Köpfchen 20 noch zwei, und Köpfchen 21 hat schließlich nur noch eine PI mit einer Blüte, die nur aus einem Staubblatt besteht.

Entsprechend läßt sich auch der etwas ältere Hauptscheitel Abb. 36/1 deuten (vergleiche dazu sein Diagramm 36/2); jedoch geht hier die Reduktion nicht ganz so weit wie eben. Das jüngste Köpfchen (Kö 23) besteht hier noch aus zwei Staubblättern, deren Pollenfächer schon zu erkennen sind. Aus der Anordnung kann man schließen, daß es sich bei dem linken Staubblatt um eine laterale PI handelt, deren einzige Blüte mit einem einzigen „terminalen" Staubblatt den Vegetationspunkt aufbrauchte. Das einzige Blättchen hat die Stellung eines PI-Tragblattes, doch kann man ihm nicht ohne weiteres die Natur eines Blütentragblattes oder eines Tepalums absprechen (cf. p. 376). Das zweite Staubblatt ist etwas kleiner und besitzt kein dazugehöriges Blättchen, offensichtlich konnte der Restkegel des Köpfchens nur noch dieses eine schwächliche Staubblatt bilden. Ob es sich dabei um die zweite PI handelt, ist nur eine terminologische Frage.

Eine ebenso klare Deutung ist bei dem zweitjüngsten Köpfchen (Kö 22) möglich. Hier haben sich die beiden lateralen PI das etwas größere Köpfchenprimordium geteilt, ohne daß ein Rest übrig blieb. Jede PI besitzt ein Tragblatt und konnte lateral ein Staubblatt von normaler Größe mit seinem Blütentragblatt ausgliedern. Der Restscheitel ergab wieder — wie bei Köpfchen 23, aber um einen Verzweigungsgrad verschoben — nur ein schwächliches Staubblatt.

Weniger eindeutig sind die PI des Köpfchens 21 zu erkennen. Man erhält den Normalfall der Anordnung, wenn man annimmt, daß die Blütentragblätter der lateralen PI etwas vom Köpfchentragblatt weg verschoben sind. Auch bei Köpfchen 20 muß man wohl annehmen, daß das Blütentragblatt Br x an der rechten PI in gleicher Weise verschoben ist. Im übrigen liegt eine typische PI-Anordnung vor, wie sie aus dem Diagramm Abb. 36/2 abzulesen ist. Beim 19. (und allen älteren) Köpfchen ist die Zahl der Organe schon zu groß, um bei diesem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium noch eine völlig eindeutige Analyse zu gestatten. Gut erkennbar ist z. B. die laterale PI mit einem PI-Tragblatt, einer seitlichen Blüte mit Tragblatt und einer pseudoterminalen Blüte ohne Tragblatt; beide Blüten besitzen nur ein Staubblatt.

Auf den ersten Blick mag die vorstehende Deutung der beiden Hauptscheitel reichlich spekulativ erscheinen. Aber bei *Sparganium* läßt sich einfach

nicht an einem Stadium die genaue Anordnung in voller Beweiskraft analysieren. Erst dadurch, daß die Analyse immer wieder auf ähnliche Strukturen stößt, erst durch genaue seriale Vergleiche mit ihren gleitenden Übergängen wächst die Wahrscheinlichkeit der Beweisführung. Im folgenden seien aus der Analyse der beiden Hauptscheitel jene Punkte herausgegriffen, die als bewiesen gelten können bzw. leicht zu beweisen sind:

1. Die abgebildeten Hauptscheitel sind fertig, d. h. eine wesentliche Organvermehrung ist nicht mehr möglich. Die beiden einzigen Staubblätter des obersten Seitensprosses in Abb. 36/1 zeigen schon die Anlage der vier Pollenfächer; das Stadium ist also alt genug, um zu beweisen, daß keine weiteren Blütenausgliederungen mehr stattfinden. Für Abb. 35/2 dagegen ist der Abschluß der Ausgliederung noch nicht völlig gesichert.

2. In unmittelbarer Nähe des Hauptscheitels nimmt die Größe der Seitensprosse rasch ab. Die Auffälligkeit der Seitensproß-Tragblätter ist zwar individuellen Schwankungen unterworfen, aber in jenen Fällen, wo sie sich ausgeprägt von allen übrigen Blattorganen unterscheiden, kann man einwandfrei nach Stellung und Qualität das Tragblatt des obersten Köpfchens mit seinen Vorgängern homologisieren. Die letzte Ausgliederung am Hauptscheitel erfolgt also lateral. Der Hauptscheitel ist prinzipiell offen und sogar in beiden Abbildungen als kleine freie Stelle noch nachweisbar. (Diese willkommene Bestätigung ist aber kein notwendiges Kriterium, um den Scheitel als offen im Sinne der Typologie anzuerkennen; s. u. „Zum Problem der Pseudoterminalität".)

3. Sämtliche Blüten der obersten Seitensprosse der Hauptachse sind monomer, bestehen nur aus einem einzigen Staubblatt und zumeist einem gepaarten Blättchen.

Wohl noch nicht überzeugend bewiesen ist die Doppelköpfchennatur der obersten Ausgliederungen der Hauptachse. Ja, es scheint sogar absurd, zwei Staubblätter oder gar ein einziges (Abb. 36/1 bzw. 35/2) als ein dreiachsiges Gebilde aufzufassen: von Doppelköpfchenachse, PI-Achsen und Blütenachsen ist ja keine Spur mehr zu sehen.

b) Zum Problem der Pseudoterminalität

Bevor die verschiedenen Deutungsmöglichkeiten der Verarmung klärend einander gegenübergestellt werden können, muß hier noch auf die Problematik der pseudoterminalen Stellung von Organen eingegangen werden.

Ob man ein mehr oder weniger scheitelständiges Organ 1. nur dann als pseudoterminal bezeichnet, wenn sich bei genauer Untersuchung noch ein Scheitelrest nachweisen läßt, oder ob man 2. diesen Begriff auch auf die letzte Stufe der Scheitelreduktion ausdehnt oder ob man ihn 3. sogar auf diese letzte Reduktionsstufe beschränkt und für die unter 1. genannten Verhältnisse subterminal gebraucht, ist dabei eine nebensächliche terminologische Frage. Haccius und Lakshmanan distanzieren sich (1966: 425) von dem Terminus „pseudoterminal" und verweisen auf Troll (1937: 253), wo aber dieses Wort

gar nicht fällt. Troll spricht l. c. von einem terminalen Blatt, Haccius und Lakshmanan (l. c. p. 440) von „terminalen" Blattorganen und Troll (1957:248) von pseudoterminaler Stellung. Gemeint ist in allen Fällen das gleiche: Die terminale Stellung ist von der lateralen abgeleitet, ist sekundärer Natur.

Bisher ist wohl kein Objekt bekannt geworden, bei dem eine deutlich laterale Stellung so gleitend über eine subterminale in eine pseudoterminale Stellung übergehen kann wie bei *Sparganium*, und das nicht nur bei einer einzigen Organkategorie, sondern bei PI, bei Blüten und bei Staubblättern. Bei aller Mannigfaltigkeit deutet in den von Troll (1957: 248 ff.) beschriebenen Fällen immer wenigstens das Tragblatt, oft noch das Vorblatt, auf eine ursprünglich laterale Stellung der obersten Blüte. Die gleitende Reihung ist bei *Sparganium* möglich, weil es außer der Stellung selbst fast keine Unterscheidungskriterien gibt:

1. Sämtliche Achsen verbleiben in der Doppelköpfchenachse (die bei einigen Arten vorkommenden Fruchtstiele entstehen erst bei der Reifung, und zwar überwiegend durch Eintrocknen der Karpellbasis).

2. Gibt es keine Vorblätter, die die Seitenblüten charakterisieren könnten.

3. Heben sich die Tragblätter der verschiedenen Verzweigungsgrade gestaltlich meist nur undeutlich oder gar nicht voneinander und von den Tepalen ab.

Deutlicher offen als die oben behandelten Hauptscheitel sind die Scheitel der weiblichen Doppelköpfchen und der unteren weiblichen PI (Tafel 6, Fig. 1). Es sind meist langgezogene offene Flächen, deren Breite nicht mehr für eine normale Blüte reicht (Abb. 48/1, Köpfchen- und PI-Scheitel punktiert, Grenzen zwischen den PI schwarz). Nicht selten finden sich noch 1—2 kleine Blütenprimordien, die den Restscheitel verkleinern und eine gewisse Tendenz zeigen, ihn aufzubrauchen (z. B. Abb. 48/1 bei PI_4 ein Höcker mit Braktee, bei PI_5 und PI_{10} ein kleiner ungegliederter Höcker), ohne daß im einzelnen einzusehen wäre, warum an diesem Scheitel Rudimente entstehen und an jenem nicht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung können diese rudimentierten Blüten skurrile Gestalten annehmen (Abb. 40—44).

In Abb. 38 nimmt ein solches Rudiment den ganzen PI-Scheitel ein, ein seltener Fall bei einer so reichblütigen PI; nur am Tragblatt ist es noch als subterminal zu erkennen. Häufiger ist ein Aufbrauchen des PI-Scheitels bei den oberen armblütigen PI: Die PI 13 und 14 der Abb. 48/1 haben nur ihre lateralen Blüten entwickelt und den Scheitelrest mit einem Rudiment verbraucht. Im Vergleich hierzu kann die abaxiale Blüte der PI 12 als pseudoterminal bezeichnet werden; da ein Tragblatt fehlt, weist nichts mehr auf die laterale Stellung der Blüte hin. In der Nähe des Doppelköpfchenscheitels sind die PI-Tragblätter so unkenntlich, daß eine gesicherte Analyse unmöglich wird.

Bei den männlichen Doppelköpfchen sind die Scheitelreste der unteren PI auffallend kleiner als bei den weiblichen Köpfchen und oft überhaupt nicht erkennbar (Abb. 33). Nur selten kann man an den männlichen PI die oberste

Blüte noch als deutlich lateral bezeichnen. Dies hängt mit der stärkeren Reduktionsmöglichkeit der männlichen Blüte zusammen: Als Minimum kann eine männliche Blüte aus nur einem Staubblatt bestehen, dessen Primordium wesentlich kleiner als das des Pistills ist, welches zudem immer noch mindestens ein bis zwei Perigonblätter besitzt.

Dieses Staubblatt steht wie bei den monomeren männlichen Blüten in den Cyathien der Euphorbiaceen oder wie bei *Najas* „terminal" an seinem Blütenscheitel, allerdings ist bei *Sparganium* nicht einmal eine Gliederung des „Filaments" wie bei *Euphorbia* vorhanden. Dafür kann man aber die Reduktion von polymeren männlichen Blüten zu monomeren in kleinen Schritten an derselben Pflanze verfolgen und außerdem offene und „geschlossene" Blütenscheitel nebeneinander bei polymeren Blüten beobachten: Bei der Blüte Abb. 29 bleibt der Scheitel offen, während bei der etwas jüngeren Blüte Fl_1 in Abb. 28 ein Primordium, das schon deutlich als Staubblatt zu erkennen ist, den Blütenscheitel beschließt. Der Blütenscheitel kann also offen bleiben oder völlig aufgebraucht werden.

Die Reduktion von Mehrzähligkeit zu Monomerie läßt sich z. B. in Abb. 28 an ein und derselben PI deutlich verfolgen: Obwohl sich nicht alle Blüten genau abgrenzen lassen, ist doch die Individualität einer genügenden Anzahl von Blüten zu erkennen. Interessant sind besonders die dreizähligen Blüten. Je nach dem Umriß des Blütenprimordiums ist der Blütenscheitel als offen oder geschlossen zu bezeichnen: Entweder stehen die drei Stamina aequidistant um den ± völlig verbrauchten, offenen Scheitel (Blüten x), oder man muß bei linearer Anordnung sagen, daß das mittlere Staubblatt den Scheitel aufgebraucht habe (Blüten z).

In letzterem Fall und ebenso bei den monomeren Blüten sowie bei der oben beschriebenen polymeren Blüte Fl_1 derselben Abbildung muß das zentrale bzw. einzige Staubblatt rein deskriptiv als terminal bezeichnet werden. Vergleichend jedoch ist es pseudoterminal zu nennen, denn die terminale Stellung ist offensichtlich von der lateralen abgeleitet.

Neben den aufgezeigten Übergängen läßt sich für diese Ableitungsrichtung noch eine phylogenetische Überlegung anführen. Wenn die Vorfahren von *Sparganium* Zwitterblüten besaßen, muß die terminale Stellung eines Staubblattes notwendigerweise abgeleitet sein. Nun ist zwar der consensus omnium über die ursprüngliche Zwittrigkeit der Angiospermenblüten noch nicht erreicht, doch findet die um die Jahrhundertwende herrschende Lehrmeinung von der ursprünglichen Eingeschlechtigkeit (Engler, Wettstein) heute nur noch wenige Anhänger (Sporne 1949, Heslop-Harrison 1957). Ein wichtiges Argument für die Ursprünglichkeit der Zwitterblüte liefert der Nachweis von regelmäßig oder gelegentlich auftretenden Rudimenten des anderen Geschlechts in eingeschlechtigen Angiospermenblüten. Solche wurden bisher für alle Ordnungen nachgewiesen, die durch dikline Blüten charakterisiert sind (cf. Parkin 1957), und auch auf der Ebene der Familien sind fast überall Spuren der ur-

sprünglichen Zwittrigkeit gefunden worden. Bisher gehörte *Sparganium* zu den wenigen Ausnahmen, für die solche Rückschläge noch nicht nachgewiesen waren (cf. noch Syllabus 1964: 600). Jetzt wurden bei *S. erectum* und *S. minimum* mehrfach „weibliche" Blüten beobachtet, die zusätzlich mehr oder weniger normal gestaltete Staubblätter enthielten. Abbildung 34 zeigt eine Blüte von *S. erectum* mit einem trimeren Pistill und zwei Staubblättern (Perigon fortgelassen). Während die ebenfalls beobachteten Pistille, an deren Aufbau sich Staminokarpelle beteiligen, im Grunde nur für die Homologie von männlichen und weiblichen Sporophyllen sprechen (cf. D. Müller-Doblies 1969), weist die abgebildete Blüte deutlich auf eine ursprüngliche Zwitterblüte hin; denn woher sollen die zusätzlichen freien Sporophylle in der weiblichen Blüte kommen? Hier muß ein Blütenbauplan vorliegen, bei dem mehrere freie Sporophylle um mehrere verwachsene Sporophylle angeordnet sind, und dieser Bauplan läßt sich nicht auf einen wesenhaft eingeschlechtigen zurückführen mit seiner Alternative: entweder freie Sporophylle oder verwachsene Sporophylle. Nach der Theorie der bisexuellen Potenz können beim eingeschlechtigen Bauplan allerlei Übergangsbildungen auftreten, aber ein geordnetes Umeinander beider Sporophyllkategorien kann aus ihm nicht abgeleitet werden. Alle Anzeichen, sowohl bei den Angiospermen im allgemeinen als auch bei *Sparganium* im besonderen, sprechen also für eine ursprüngliche Zwittrigkeit der Blüten und somit für den abgeleiteten Status des „terminalen" Staubblattes.

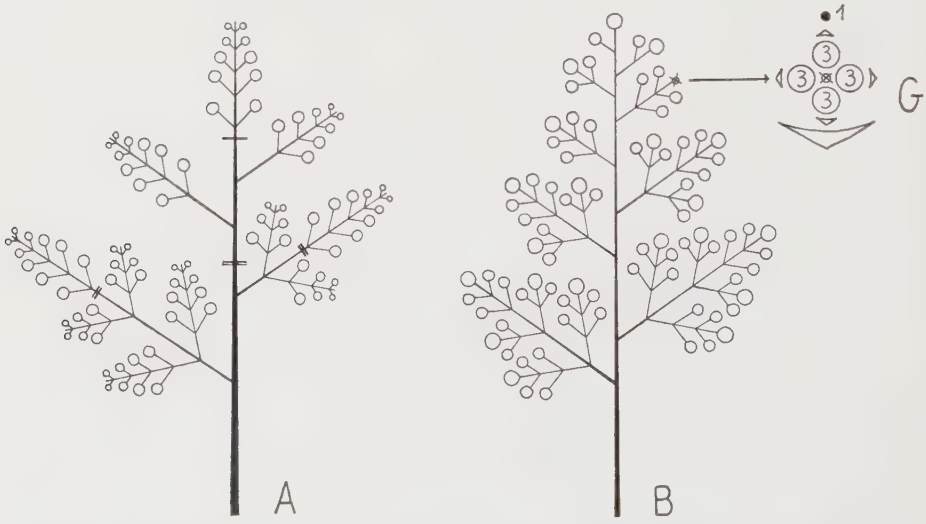
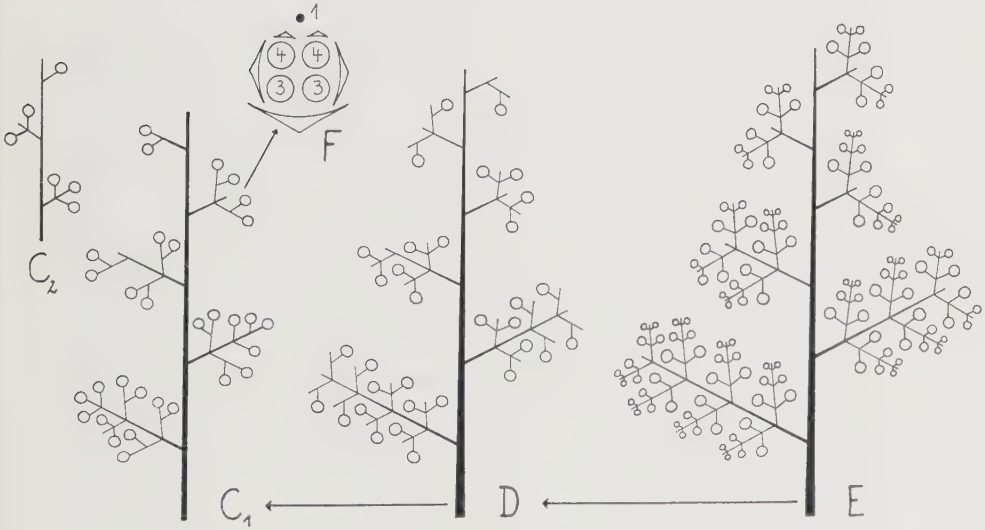


Abb. 7. Akropetale Verarmung bei verschiedenen komplexen Infloreszenztypen. A heterothetisches Tribotryum (verändert nach Troll 1964, Abb. 34). B Rispe (verändert nach Troll 1964, Abb. 35). G Diagramm eines gestauchten Rispenzweiges mit vier entwickelten Blüten und einer fehlgeschlagenen Endblüte).

Nun zurück zum männlichen Doppelköpfchen. Die geschilderte extreme Reduktionsmöglichkeit der männlichen Blüte macht wohl zur Genüge verständlich, daß die Scheitelreste der männlichen PI soviel kleiner ausfallen als jene der weiblichen. Neben den vorherrschenden subterminalen Blüten gibt es hier oft Fälle, in denen der Scheitel durch ein einzelnes Staubblatt, eine pseudoterminale Blüte aufgebraucht wird, z. B. in Abb. 33/1 bei PI_3, PI_6, PI_9, PI_{16}, durch x markiert. Als pseudoterminale Blüte könnte man auch das zentrale Stamen des Köpfchenscheitels bezeichnen, wobei hier allerdings noch Scheitelreste (punktierte Fläche) übrigbleiben. Tragblatt 23 hat noch drei monomere Blüten, Tragblatt 24 noch zwei, Tragblatt 25 nur noch eine. Liegt es da nicht nahe, von drei-, zwei- und einblütigen PI zu sprechen? Die pseudoterminale Stellung der einzigen Blüte bei 25 ist jedenfalls nach dem Vorstehenden kein Hinderungsgrund für eine solche Deutung.

Ein einziges Staubblatt kann also an Stelle eines zweiachsigen Systems stehen (PI-Achse und Blütenachse), und von hier aus ist es nur ein Schritt zu den Doppelköpfchen am Ende der Hauptachse, die nur aus einem einzigen Staubblatt bestehen.



E—C homoeothetische Tribotryen. E homoeothetisches Tribotryum (verändert nach Troll 1964, Abb. 30). D dasselbe stark verarmt, höchstens die basalen Blüten einer jeden Traube sind geblieben. C_1 schematische Darstellung (sämtliche Achsen gestreckt) der Abb. 36/1: Hauptscheitel von *Sparganium erectum*. C_2 schematische Darstellung (sämtliche Achsen gestreckt) der Abb. 35/2: Hauptscheitel von *Sparganium erectum*. F Diagramm des vierblütigen Seitensprosses von C_1 (cf. Abb. 36/2).

c) Das Hauptachsenende von *Sparganium* im Vergleich mit verschiedenen Infloreszenztypen

Um nun nach diesem Exkurs zur Frage der Pseudoterminalität das langwierige Kapitel der Infloreszenzverarmung zum Abschluß zu bringen, will ich versuchen, die beiden Deutungsmöglichkeiten klar einander gegenüberzustellen und die wesentlichen Kriterien herauszuarbeiten. Dazu möge das vorstehende Schema Abb. 7 dienen. Der Einfachheit halber werden alle Achsen als gestreckt angenommen, also die Achsenstauchungen im Doppelköpfchen rückgängig gemacht.

In typischer Gestaltung sind die Extreme der beiden Deutungsmöglichkeiten leicht und klar zu unterscheiden. A und B entsprechen der oben erwähnten ersten Deutungsmöglichkeit: Die lateralen Doppelbotryen werden akropetal durch einfache Botryen und schließlich Einzelblüten abgelöst.

Bei dem heterothetischen Tribotryum A (der Begriff wurde von Troll 1964: 45 geprägt, seine Bedeutung geht aus der weiter unten folgenden Gegenüberstellung mit einem homoeothetischen Tribotryum hervor) nimmt die Blütenzahl mit dem Verzweigungsgrad sprunghaft ab. Die Scheitel der Trauben ersten, zweiten und dritten Grades enden offen.

Bei der Rispe B sind sämtliche Scheitel geschlossen. Die Zahl der Blüten pro Seitensproß nimmt akropetal kontinuierlich ab, auch an jenen Stellen, wo sich der Verzweigungsgrad vermindert.

Die Schemata C—E sollen die zweite Deutungsmöglichkeit ableiten. Das homoeothetische Tribotryum E, das seitlich nur Doppeltrauben trägt, entspricht dem unteren Teil von A (unterhalb der Doppelstriche), also einem heterothetischen Tribotryum ohne terminale Doppeltraube und seitliche Endtrauben. Durch starke akropetale Verarmung der Doppeltrauben, nämlich durch eine Reduktion jeder Traube auf ihre basalen Blüten, kann man von E → D gelangen. Wenn man anschließend noch die Möglichkeit berücksichtigt, daß seitliche Organe den Scheitel ihrer Abstammungsachse aufbrauchen können, also scheinbar terminal (pseudoterminal) zu stehen kommen können, so erhält man in C den Bauplan des Hauptscheitels einer *Sparganium*-Infloreszenz. C_1 ist ein Verzweigungsschema des Scheitels Abb. 36/1, C_2 gehört zu Abb. 35/2.

Ist nun der beschriebene Reduktionsweg E → D → C der einzig mögliche, oder kann man auch von A oder B zu C gelangen? Wenn man sich die Seitenachsen ersten und höheren Grades, wie am Hauptscheitel von *Sparganium*, extrem verkürzt denkt, werden sich die Schemata B und C täuschend ähnlich sehen, aber:

1. sind bei der Rispe B sämtliche Achsen durch eine Blüte geschlossen; ein Abort der Endblüte ist bei geschlossenen Infloreszenzen eine seltene Ausnahme (cf. Troll 1964: 22 und 157) und ist an den Seitenzweigen echter Rispen wohl noch nie beobachtet worden;

2. haben bei Rispen stets mehrere benachbarte Seitenzweige denselben Verzweigungsgrad (cf. Troll 1964, Abb. 35, 36 und 38). Bei *Sparganium* hin-

gegen nimmt der Grad der Verzweigung erst an den allerobersten Seitensprossen ganz plötzlich ab. In C_1 gibt es noch am vorletzten Seitensproß Blüten, die Achsen 4. Grades darstellen. Man vergleiche die beiden Diagramme eines vierblütigen Seitenzweiges bei der Rispe (wenn man die fragwürdige Annahme eines Aborts der Endblüte machen will) mit dem empirischen Diagramm eines vierblütigen Seitensprosses von *Sparganium* (Abb. 7 G u. F).

Die akropetale Verarmung der Seitensprosse bei B und C ist also nur ähnlich, was die Blütenzahl anlangt, aber deutlich verschieden in bezug auf die Verzweigungsgrade.

Für das heterothetische Tribotryum A könnte man zwar die gleiche Annahme von Pseudoterminalität wie für D machen, aber die weitgehend kontinuierliche akropetale Abnahme der Blütenzahl pro Seitensproß wird von diesem Typ her nicht verständlich. Wenn bei *Sparganium* ein größerer Sprung in der Köpfchengröße und damit der Blütenzahl vorliegt (z. B. 35/2 von Köpfchen 14 zu 15), dann liegt dieser Sprung zwischen zwei Doppelköpfchen, fällt also nicht mit einer Abnahme im Verzweigungsgrad wie beim heterothetischen Tribotryum zusammen.

Die *Sparganium*-Infloreszenz kann also weder von der Rispe noch unmittelbar von einer vollständigen dreifach racemosen Infloreszenz (heterothetisches Tribotryum) abgeleitet werden. Die obersten Seitensproßausgliederungen der Hauptachse müssen als Doppelköpfchenanlagen gedeutet werden, selbst wenn sie sich im Extremfall der Reduktion nur zu einer einzigen (racemosen) Partialinfloreszenz mit einer einzigen Blüte aus einem einzigen Staubblatt entwickeln.

d) Reduktionen des Köpfchenbaus an den Seitenzweigen, vor allem bei *Sparganium simplex*

Der männliche Abschnitt der Seitenzweige von S. *erectum* zeigt denselben Aufbau wie das Ende der Hauptachse. Auch hier erfolgt die Größenabnahme der Doppelköpfchenprimordien im unteren Teil allmählich und im Bereich des Endkonglomerats etwas sprunghaft. In Abb. 37 zeigen jeweils zwei Doppelköpfchen etwa die gleiche Größe. Dieser Scheitel ist zwar auch aufgebraucht, ist aber noch deutlich jünger als der Hauptscheitel dieser Pflanze; die Doppelköpfchen außer den beiden jüngsten gliedern gerade ihre PI-Höcker aus.

An der Gestalt und Größe lassen sich in diesem Entwicklungsstadium die einzelnen Höckerkategorien, oberste Doppelköpfchenhöcker, PI-Höcker, Blüten- und eventuell schon vorhandene Staminalhöcker, schwerlich unterscheiden. Nur durch seriale Vergleiche kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit erschließen, zu welchen Verzweigungen die einzelnen Primordien noch fähig sind; z. B. weist die noch unfertige PI-Gliederung bei Köpfchen y darauf hin, daß auch die Primordien auf Köpfchen x noch ± gliederungsfähige PI-Höcker sind. Diese Verhältnisse weisen eindringlich darauf hin, daß eine Analyse der Verarmung nur an Scheiteln vorgenommen werden darf, deren Gliederung ganz

oder fast ganz abgeschlossen ist. So ist der Hauptscheitel Abb. 36/1 mit seinen erkennbaren Staminalhöckern dem Scheitel Abb. 35/2 in der Aussagekraft erheblich überlegen.

Interessant wäre die Analyse eines Seitenzweigscheitels bei *S. simplex*, denn diese Seitenzweige sind rein weiblich. Da aber diese Seitenzweige fast immer in der Entwicklung stehen bleiben, noch ehe die ersten Karpellanlagen erkennbar sind, also lange bevor der Scheitel zu einer Analyse tauglich ist, gelang es bisher noch nicht, einen der seltenen Zweige, die sich zur Blüte anschicken, in dem kurzen entscheidenden Entwicklungsstadium zu fixieren. Die fünf bisher beobachteten Zweige mit ausgegliederten Pistillen (cf. p. 383 und Abb. 6 u. 54) waren schon zu weit entwickelt.

Wenn somit auch die reizvollste Frage vorerst unbeantwortet bleiben muß, so können doch an dem vorhandenen Material einige wesentliche Verarmungserscheinungen geklärt werden. Außerdem bin ich bisher noch den Nachweis schuldig geblieben, daß es sich hier um Doppelköpfchen tragende Seitenzweige handelt.

Wie der Herbar-Beleg aus Berlin-Spandau zeigt (Abb. 6), sind alle Köpfchen des Seitenzweiges zusammen nur etwa so groß wie ein seitenständiges vollentwickeltes Doppelköpfchen der Hauptachse, und man könnte daran denken, daß nur die beiden unteren PI eines gestielten Doppelköpfchens von dem Doppelköpfchenendabschnitt abgerückt sind. Einen sehr ähnlichen Aufbau zeigt der bald blühreife Seitenzweig Abb. 54, auch hier stehen unter einem Endabschnitt zwei große basal laterale Ausgliederungen. Doch hier läßt die Gliederung des ganzen Gebildes erkennen, daß es sich schwerlich nur um e i n Doppelköpfchen handelt: Die basalen PI sind nie so tief abgegliedert, und ihre Tragblätter berühren sich nie, geschweige daß sie einander seitlich umgreifen. An dem Endabschnitt ließen sich noch (in der Zeichnung nicht berücksichtigt) die Tragblätter von acht weiteren Doppelköpfchen erkennen. Der Scheitel trug bis oben hin Karpelle (in Abb. 54 nicht dargestellt), die schon (bzw. noch; von der Anthese aus gesehen) von ihren Tepalen umhüllt waren. Vergleiche im Unterschied zu diesem Seitenzweig das Doppelköpfchen einer Hauptachse von *S. simplex* Abb. 55.

Abb. 53 zeigt einen Seitenzweig, bei dem Tepalen und Fruchtknoten noch nicht ausgegliedert sind. Hier handelt es sich nur um ein Rudiment, da der Entwicklungsvorsprung der Hauptachse zu groß ist: Die Hauptachsenköpfchen haben schon mit der Anthese begonnen. (Bei dem wesentlich weiter entwickelten Seitenzweig der Abb. 54 stehen die Hauptachsenköpfchen noch vor der Anthese.) Für eine eingehende Analyse ist dieser Seitenzweig nicht geeignet, doch kann man einiges Wichtige an ihm ablesen: Die Primordien für das 11. und 12. Köpfchen brauchen den Seitenzweigscheitel auf. Die Zahl der Glieder ist also geringer als bei Seitenzweigen von *S. erectum*. Auch hier sind wieder die basalen Köpfchen wesentlich größer als alle folgenden. Die Gliederung des ersten Köpfchens (Abb. 53/2) ist etwas unübersichtlich, doch sind etwa zehn PI erkennbar.

Die basalen PI x und y haben sich deutlich in mehrere Blütenhöcker gegliedert. Diese Blüten stehen also an Achsen vierten Grades, quod erat demonstrandum.

Etwas übersichtlicher ist der kümmerliche Seitenzweig Abb. 52 gestaltet. Das unterste Doppelköpfchen zeigt neun PI-Anlagen, von denen die drei basalen in je drei Blüten gegliedert sind. Schon das zweite Köpfchen läßt nur einen Resthöcker und zwei laterale PI-Höcker erkennen, von denen der linke anscheinend eine einzige Blüte auszubilden beginnt (cf. auch das Diagramm 52/2). Ein ähnliches Doppelköpfchenrudiment findet sich am Seitenzweig Abb. 51 schon in der Achsel des untersten Blattes, des adossierten Vorblattes. Ohne Übergang, den Abb. 52 zeigt, wäre eine solche Struktur unverständlich. Jetzt kann man wenigstens sagen, daß links und rechts einblütige PI-Rudimente vorliegen und daß der ganze Rest des Doppelköpfchens wahrscheinlich nur zwei weitere Blüten anlegen wollte.

Auch weibliche Doppelköpfchen können also extrem reduziert werden, und die künftige Analyse eines weiblichen Seitenzweigscheitels läßt nichts wesentlich Neues erwarten.

7. Infloreszenztypologie

Für die Typologie der Infloreszenz von *Sparganium* liegt noch nicht die endgültige Terminologie Trolls vor. Die Schilderung von Rumpfsynfloreszenzen ist späteren Bänden seiner Infloreszenzen vorbehalten. Im 1. Band findet sich außer der Definition des Begriffes „Rumpfsynfloreszenz" auf p. 157 nur eine Fußnote auf p. 365. Hier wird angedeutet, daß für die Infloreszenz einiger Papilionaceen, denen ein terminales Köpfchen (= HF) fehlt, eigentlich der Begriff der Rumpfsynfloreszenz anzuwenden sei, daß man aber vereinfachend auch die Terminologie der Synfloreszenzen bei der Beschreibung verwenden könne, was Troll dann anschließend tut.

Für *Sparganium simplex* sei hier zunächst eine entsprechende vereinfachte Schilderung gegeben. Die Infloreszenz ist wie wahrscheinlich bei allen Monokotylen (Troll 1964: 178) polytel, und zwar besteht die „Hauptfloreszenz"[12]) aus racemos angeordneten Doppelköpfchen. Bereicherungstriebe werden meist in Einzahl, selten Zweizahl angelegt, kommen aber nur sehr selten zur Entfaltung. Bemerkenswert ist die auf p. 384 und 385 geschilderte Abfolge von axillären gestielten Köpfchen über konkauleszent gestielte zu konkauleszent sitzenden und schließlich axillären sitzenden Köpfchen; somit kann man die „HF" weder eine Traube noch eine Ähre nennen. Etwas verwirrend, weil zu-

[12]) Die „ " kennzeichnen im folgenden jene Termini, die eigentlich nur für Synfloreszenzen gelten. Solange von Troll noch keine eigenen Termini für Rumpfsynfloreszenzen vorliegen, mag diese Kennzeichnung hier genügen. Bei *Sparganium* weist sie darauf hin, daß dort Doppelköpfchen stehen, wo der in „ " stehende Begriff Einzelblüten oder Cymen erwarten läßt (s. S. 400). Außerhalb dieses Kapitels sind die „ " fortgelassen und HF bedeutet Hauptfloreszenz (der Rumpfsynfloreszenz 2. Grades) von *Sparganium*.

nächst auf den Typ der Rispe, also eine monotele Infloreszenz, verweisend, ist die auf p. 389 ff. beschriebene akropetale Verarmung der Doppelköpfchen. Für eine derartige Verarmung der „HF" an Blüten finden sich aber Parallelfälle einmal bei vielen Thyrsen (z. B. Commelinaceen, Troll 1961 a: 360 ff.), sodann auch bei Doppelbotryen, z. B. bei den Doppeldolden von Umbelliferen. Bei *Daucus carota* verarmen die Döldchen von der Peripherie zum Zentrum hin bis schließlich zur Mohrenblüte, bei der in der Regel von einem ganzen Döldchen nur noch eine Blüte übriggeblieben ist (Troll 1957: 310 ff.). Für mehrere Saniculoideen beschreibt Froebe (1964) solche Verarmungen: Bei den scheinbar einfachen Dolden von *Astrantia* handelt es sich überraschenderweise um Doppeldolden. In der Regel bestehen wohl bei stärkeren Doppeldolden die peripheren acht Döldchen aus einer Zwitterblüte und drei männlichen Blüten und die Döldchen des nächstinneren Kreises aus einer Zwitterblüte mit ein bis zwei männlichen Blüten. Es folgen nach innen einblütige Zwitterdöldchen und schließlich nur einblütige männliche Döldchen.

Der oben angedeutete Vorbehalt für diese typologische Beschreibung liegt darin, daß eine HF im Sinne Troll's nur aus einfachen Botryen oder aus Thyrsen bestehen darf[13]), also einer racemosen Achse mit Einzelblüten oder Cymen, aber niemals mit Köpfchen (*Anthyllis*, Troll 1964: 365) oder gar Doppelköpfchen als PF. Solche Verhältnisse weisen darauf hin, daß es sich um Rumpfsynfloreszenzen handelt, daß nämlich die ursprüngliche HF fehlt. Und in der Tat kann man aus der Analyse der Blütenprimordien an der Infloreszenzspitze (cf. p. 397) herauslesen, daß bei *Sparganium* kein terminales Köpfchen bzw. Doppelköpfchen vorliegt. Bei der „HF" von *Sparganium* handelt es sich also eigentlich nur um einen Ausschnitt aus der Bereicherungszone, und zwar um jenen mit einfach verzweigten Parakladien. Der Vorgang der Rumpfbildung muß sich folglich bei *Sparganium* zweimal ereignet haben, vgl. Abb. 8:

1. Reduktion des terminalen Botryums (= HF der polytelen Synfloreszenz)
2. Reduktion der darunterliegenden lateralen Botryen (= CF′ = „HF" der Rumpfsynfloreszenz 1. Grades), also Fortfall des terminalen Doppelköpfchens.

Es handelt sich dementsprechend bei *Sparganium* um eine Rumpfsynfloreszenz 2. Grades, eine Möglichkeit, die in der Typologie Troll's noch nicht angedeutet ist, aber folgerichtig postuliert werden kann. Leicht durchschaubare

[13]) Nach Troll's Definition der Floreszenz (1964: 148). Ursprünglich hatte Troll auch Doppelbotryen ohne Einschränkung als Hauptfloreszenz behandelt (z. B. die Doppeldolde der Umbelliferen, Troll & Heidenhain 1951: 143, oder die traubig angeordneten Ähren von *Plantago-Arten* Troll 1953: 42), doch Hamann arbeitete dann (1958: 92 ff. und 112) an *Veronica* heraus, daß es sich bei den terminalen Trauben und den terminalen Doppeltrauben um analoge, nicht um homologe Abschnitte der Infloreszenz handele. Die Einführung des Begriffs der Rumpfsynfloreszenz (Troll 1961 b: 116 und besonders 1963: 120) gibt jetzt die Möglichkeit, die Analogieerscheinungen klar zu fassen.

E = Endblüte
HF = Hauptfloreszenz: terminales Botryum
HF' = „Hauptfloreszenz" der Rumpfsynfloreszenz 1. Grades: terminales Doppelköpfchen
HF" = „Hauptfloreszenz" der Rumpfsynfloreszenz 2. Grades: einfach racemos angeordnete Doppelköpfchen
„PF" = „Partialfloreszenz", die als Doppelköpfchen ausgebildeten Parakladien stellen die Partialfloreszenzen der Hauptfloreszenz von *Sparganium* dar.
„CF" = „Cofloreszenz"
„BT" = „Bereicherungstrieb"
Pc = Parakladium (von oben nach unten gezählt)
UB = Unterbau der monotelen bzw. polytelen Synfloreszenz
SUB = Spezialunterbau der Rumpfsynfloreszenz 1. Grades
SSUB = Spezialunterbau der Rumpfsynfloreszenz 2. Grades
HZ = Hemmungszone
BZ = Bereicherungszone
„ " = siehe Fußnote 12
Zur Terminologie vgl. Troll (1961a: 350 ff.), Troll (1962: 30 ff.) Troll (1964: XV–XVI)

Abb. 8. Infloreszenzschema zur Verdeutlichung der mehrfachen Verrumpfung. Ausgehend von einer monotelen Synfloreszenz gelangt man durch dreimaliges Dekapitieren (—, =, ≡) über die polytele Synfloreszenz und die Rumpfsynfloreszenz 1. Grades schließlich zur Rumpfsynfloreszenz 2. Grades, der Infloreszenz von *Sparganium simplex*.

Beispiele liefern wieder die Leguminosen: Troll (1964: 42) nennt *Mimosa*-Arten als Beispiele für homoeothetische Tribotryen. Auch bei den Umbelliferen können Rumpfsynfloreszenzen 2. Grades erwartet werden (und liegen z. B. anscheinend bei *Aciphylla* vor, Troll 1958: 132).

Der Vorgang der Rumpfbildung läßt sich, wie Abb. 8 deutlich macht, mit der Entstehung einer polytelen Infloreszenz aus einer monotelen Synfloreszenz parallelisieren: Die einfachste monotele Synfloreszenz besteht aus einer Endblüte E und einem bis zu zahlreichen Parakladien mit den Endblüten E′. Im Fall ausgeprägter Akrotonie erblüht zuerst E, und es folgen dann basipetal die E′. Bei weniger ausgeprägter Akrotonie erblühen im Anschluß an E die E′ von der Mitte der Bereicherungszone BZ her in akro- und basipetaler Reihenfolge, schließlich geht auf dem Weg zur Basitonie die Vorrangstellung von E verloren, und wenn sich bei ausgeprägter Basitonie der Vegetationspunkt erschöpft, ehe es zur Ausbildung der Endblüte kommt, so haben wir eine offene Traube, also eine polytele Infloreszenz vor uns.

Das entstandene Botryum kann nun seinerseits wieder durch CF (Cofloreszenzen) bereichert werden (Synfloreszenzbildung) und wird dadurch zur HF. Diese erblüht zuerst, die CF folgen ± ausgeprägt basipetal. Bei fortschreitender Basitonie büßt die HF ihre Vorrangstellung ein und gelangt schließlich nicht mehr zur Ausbildung. Wenn die entstandene Infloreszenz aus traubig angeordneten Botryen (= Doppelbotryen) nun ihrerseits wieder bereichert wird, so erhalten wir eine Rumpfsynfloreszenz wie bei zahlreichen Papilionaceen (cf. Troll 1964: 365 ff.) und eventuell durchgängig bei den Apioideen und Saniculoideen der Umbelliferen.

Eine solche Rumpfsynfloreszenz, die im Grunde nur der Unterbau einer Synfloreszenz ist, gliedert sich nun wieder in relative Hauptfloreszenz (= HF′) und Bereicherungszone (= SUB = Spezialunterbau). Bei Papilionaceen ist diese Differenzierung noch nicht so ausgeprägt wie bei den Umbelliferen. Letztere besitzen ein „GI“ (Grundinternodium) mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, während sich das „GI“ bei ersteren oft nur undeutlich heraushebt. Nach Troll (1964: 366) verkümmern bei *Vicia faba* die unteren „PF“ der „HF“ gewöhnlich, was bei Synfloreszenzen und gut differenzierten Rumpfsynfloreszenzen wie jenen der Umbelliferen wohl nicht vorkommt.

Bei *Sparganium* ist nun die Einrumpfung noch um einen Grad weiter fortgeschritten (Rumpfsynfloreszenz 2. Grades). Hier gelangen sogar die terminalen Doppelbotryen (= „HF“) der Rumpfsynfloreszenz nicht mehr zur Ausbildung: Der verbleibende Spezialunterbau seinerseits ist wieder in relative HF (= HF′′) und BZ (= SSUB = Spezialunterbau 2. Grades) gegliedert. Allerdings sind die damit zusammenhängenden Differenzierungen noch ähnlich unscharf wie bei der Rumpfsynfloreszenz 1. Grades von *Vicia faba*: Bei *Sparganium simplex* ist das „GI“ zwar meist, aber eben nicht immer das längste Internodium, und oft rudimentiert das unterste Doppelköpfchen. Es liegt also keine absolute Basitonie der „HF“ vor. Die Bereicherung durch Erblühen des ange-

legten Seitenastes mit Doppelköpfchen ist selten. Bei *Sparganium erectum* ist diese Gliederung in „HF" und Spezialunterbau 2. Grades besser gefestigt: Eine Bereicherungszone fehlt nur bei Kümmerpflanzen, und rudimentierte untere Doppelköpfchen an der „HF" sind mir nicht bekannt geworden. Allerdings zeichnet sich das „GI" nicht oft durch besondere Länge aus.

Die Eingeschlechtigkeit der Blüten wurde soeben bei der typologischen Betrachtung völlig übergangen, und es darf der Geschlechtsverteilung wohl ganz allgemein eine untergeordnete Rolle in der Infloreszenztypologie zugesprochen werden. Wesentlich für die Typologie ist die räumliche Verknüpfung der Blütenanlagen, sekundär ist die Entscheidung der Pflanze, ob eine Anlage zwittrig, weiblich oder männlich wird.

So beschreibt Troll (1957: 276) bei *Astrantia*, daß in den höheren Verzweigungsgraden die zwittrigen Blüten in mehr oder weniger großem Umfang auf männliche reduziert werden (eingehend von Froebe 1964 untersucht).

Bei *Sparganium* ist nun die Trennung in männliche und weibliche Doppelköpfchen im allgemeinen sehr scharf, aber es gibt auch gemischtgeschlechtige Doppelköpfchen (Tafel 6, Fig. 2), bei denen z. B. die basalen PI männlich und der Rest weiblich sind oder nur einzelne Stamina in einem weiblichen Doppelköpfchen auftreten. In diesem Zusammenhang darf man wohl vernachlässigen, daß die Pc^3 (= Parakladien 3. Grades), die Doppelköpfchen des selten entwickelten Bereicherungstriebes, nach den bisherigen Beobachtungen nur rein weiblich sind (cf. p. 398), also die „HF" nicht vollständig wiederholen.

Etwas tiefergreifend gestaltet die Geschlechtsverteilung den Blütenstandstyp bei *Sparganium erectum*. Hier ist die „HF" stets rein männlich, meist sogar auch noch der oberste „Bereicherungstrieb", und somit sind die „Bereicherungstriebe" mit ihren basalen weiblichen Doppelköpfchen zum notwendigen Bestandteil der Infloreszenz geworden; also müßte man eigentlich die ganze Infloreszenz als Hauptfloreszenz in des Wortes ursprünglicher Bedeutung (Troll 1964: 148) ansprechen. Daß man aber für die Typologie von der Geschlechtsverteilung absehen darf, läßt sich schön durch Hungerformen belegen:

a) Zwitterpflanzen mit nur einem ♀ Köpfchen

1. Es kann bei der Reduktion der Bauplan von *Sparganium erectum* erhalten bleiben: Nur das untere weibliche Köpfchen des obersten zwittrigen Seitenzweiges kommt zur Entwicklung. Es ist nämlich gestielt, und die unentwickelten Reste der männlichen Köpfchen dieses Zweiges lassen sich nachweisen.

2. Es kann aber auch der Bauplan von *Sparganium simplex* erreicht werden: Das einzige weibliche Köpfchen ist ungestielt und zeigt keinen Rest von weiteren Köpfchen, es handelt sich also nicht um einen Seitenzweig. Die gesamte entwickelte Infloreszenz besteht nur aus ährig angeordneten Doppelköpfchen.

b) Die Reduktion kann auch zu rein männlichen Pflanzen führen, die wieder entweder dem Bauplan von *S. erectum* oder *S. simplex* folgen

1. Die Pflanze besitzt eine männliche „HF", einen normalen männlichen Zweig und einen zwittrig angelegten Zweig, dessen weibliches Köpfchen verkümmert ist.

2. Nur die „HF" ist übriggeblieben, also ährig angeordnete männliche Köpfchen.

Für die phylogenetische Interpretation des Verrumpfungsschemas ist es noch zu früh. Einigermaßen gesichert scheint nur zu sein, daß die Terminalblüte schon auf der dikotylen Ahnenstufe verloren ging.

8. Mannigfaltigkeit der Infloreszenz in der Gattung Sparganium

Die entwickelten Infloreszenzen können sich sippenspezifisch in der Gattung *Sparganium* durch folgende Merkmale unterscheiden:

1. Die Gesamtinfloreszenz kann „unverzweigt" oder „verzweigt" sein, d. h. die Köpfchen (cf. Fußnote 4) sitzen entweder nur an der Hauptachse oder zusätzlich auch an Seitenzweigen. (Eine sichere Unterscheidung zwischen einem gestielten Köpfchen und einem einköpfigen Seitenzweig ist an Herbarmaterial nicht immer möglich, cf. p. 408.)
2. Haupt- und Seitenachsen zeigen dieselbe Geschlechtsverteilung (unten weibliche, oben männliche Köpfchen), oder bestimmte Achsen tragen nur Köpfchen des einen Geschlechts.
3. Die Köpfchen der Hauptachse sind alle deutlich axillär inseriert, oder einige von ihnen können konkauleszent mit der Hauptachse verwachsen sein.
4. In der Regel sitzen die Köpfchen ungestielt an Haupt- und Seitenachsen, bei den meisten Sippen können aber die unteren Köpfchen der Hauptachse gestielt sein.
5. Der männliche Endabschnitt der Hauptachse kann als dreifach racemoses Köpfchen geballt bleiben (Endköpfchen aus zahlreichen Doppelköpfchen bestehend), oder er kann durch Streckung der unteren Internodien noch eine wechselnde Zahl von Doppelköpfchen abgliedern. Die Zahlen der übrigen Köpfchen zeigen bei den einzelnen Sippen so weitgehende Überschneidungen, daß sie als Unterscheidungsmerkmal nur in Extremfällen brauchbar sind.
6. Die Größenabnahme der Hauptachsenblätter kann zur Infloreszenzspitze hin mehr oder weniger rasch erfolgen.

Bei den *Sparganium*-Arten können 6 Typen der Infloreszenzgestaltung unterschieden werden (Abb. 9):

Typ 1 Nach den wenigen Belegen im Herbar B scheinen bei *Sparganium americanum* unverzweigte und verzweigte Individuen etwa gleich häufig vorzukommen. Engelmann (1867) sagt zwar in seiner Diagnose von *S. simplex* var. *nuttallii* (= *S. americanum*): "inflorescence rarely branched", aber die Autoren neuerer amerikanischer Floren nennen die Infloreszenz verzweigt oder unverzweigt, ohne auf Häufigkeitsunterschiede hinzuweisen.

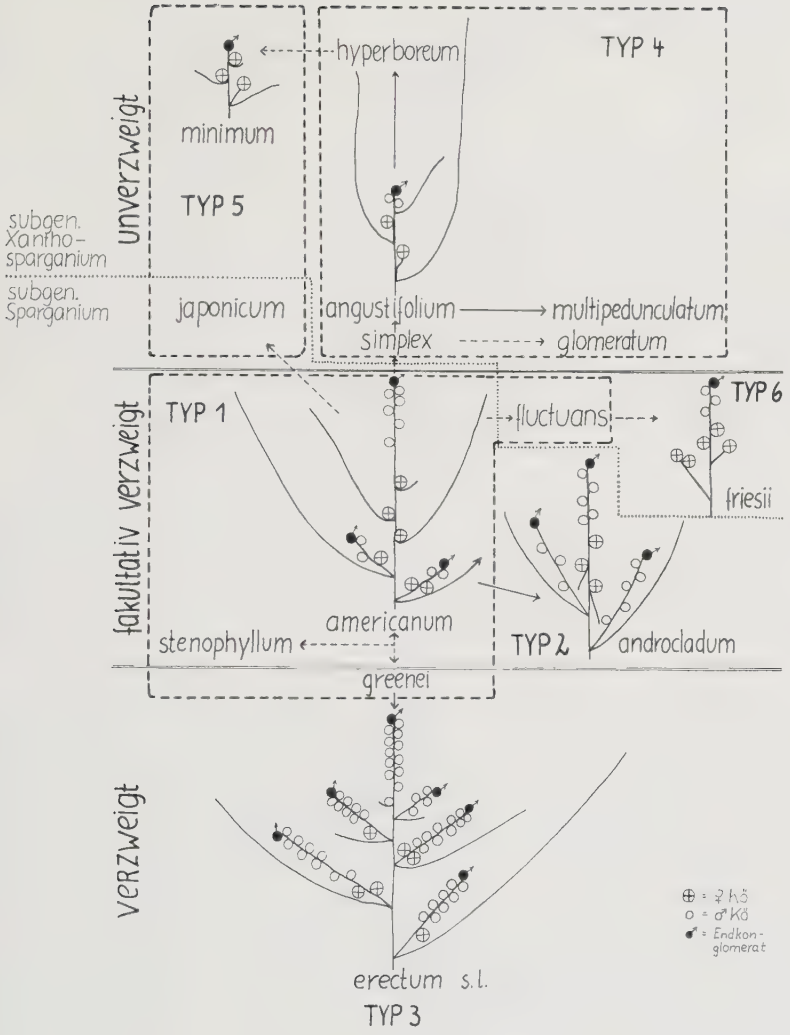


Abb. 9. Infloreszenztypen in der Gattung *Sparganium*. Die Punktlinie trennt die beiden Untergattungen *Sparganium* und *Xanthosparganium*. Ausgezogene Pfeile zeigen vermutete phylogenetische Zusammenhänge, gestrichelte Pfeile deuten merkmalsphylogenetische Beziehungen der Infloreszenz an.

Die Seitenzweige dieser Art wiederholen im Prinzip den Aufbau der Hauptfloreszenz mit unten weiblichen und darüber männlichen Köpfchen, sind also echte Bereicherungstriebe.

Beispiele	Hauptfloreszenz	einziger Bereicherungstrieb
1. Pflanze	2 ♀ + 7 ♂[14])	1 ♀ + 3 ♂
2. Pflanze	4 ♀ + 5 ♂	2 ♀ + 3 ♂

Nach Fernald (1950) können an der Hauptfloreszenz 1—5 ♀ und 5—9 ♂ und an den 1—3 Seitenzweigen 1—3 ♀ und 1—6 ♂ Köpfchen auftreten; nur in seltenen Fällen seien die Zweige rein männlich.

Die Köpfchen sind ganz überwiegend[15]) axillär inseriert; und zwar stets sitzend bis auf die unteren Köpfchen der Hauptfloreszenz, die kurz gestielt sein können (Fernald & Eames 1907: 87 beschreiben die weiblichen Köpfchen als "sessile or nearly so"; unter dem erwähnten Herbarmaterial fanden sich drei Pflanzen, deren unterste Hauptfloreszenzköpfchen 2 mm, 5 mm bzw. 20 mm gestielt waren).

Zum gleichen Infloreszenztyp möchte ich *S. stenophyllum* und *S. fluctuans* rechnen. Bei ersterem sind nach Rothert (1910: 20) verzweigte und unverzweigte Pflanzen ungefähr gleich häufig und wachsen durcheinander. Ebenfalls zu diesem Typ kann man *S. greenei* rechnen, das zwar nach den Literaturangaben nur verzweigt vorzukommen scheint, bei dem aber auch Hauptfloreszenz und Seitenzweige im Bauplan übereinstimmen. (Die weiblichen Köpfchen an der Hauptachse scheinen ein bisher nicht beachtetes Merkmal dieser Sippe zu sein.)

Typ 2 Eine Infloreszenzform, die bei *Sparganium americanum* als seltene Ausnahme auftritt (Fernald 1950), ist bei *S. androcladum* zum Typ geworden. Die Seitenzweige tragen fast immer nur männliche Köpfchen, und zwar nach den vier im Berliner Herbar vorliegenden Pflanzen, ohne daß ihnen (wie an den ♂ unteren Seitenzweigen von *S. erectum*, p. 408) ein rudimentiertes ♀ Köpfchen vorausgeht. Nur in seltenen Fällen stellen die Seitenzweige echte Bereicherungstriebe mit einem oder sogar zwei weiblichen und mehreren männlichen Köpfchen dar (Engelmann 1867, Originaldiagnose von *S. simplex* var. *androcladum*: "rarely also 1 or even 2 fertile heads", zitiert nach Fernald 1922). Im übrigen verhält sich die Infloreszenz wie bei *S. americanum*. Nach Fernalds Beschreibung (1922 und 1950) scheinen unverzweigte Pflanzen nicht selten zu sein. Die rein axillären Köpfchen seien meist sitzend. Bei der Neubeschreibung von *S. lucidum* (= *androcladum*) sind Fernald & Eames (1907: 88) genauer und geben an, daß die untersten weiblichen Köpfchen gestielt sein können.

---

[14]) d. h. 6 laterale + 1 terminales männliches Köpfchen.

[15]) R. T. Clausen hat 1937 ein *S. americanum* var. *rigidum* beschrieben, dessen unterstes Köpfchen deutlich supraaxillär ist. Nach Beal (1960) soll dieser seltenen Gestaltung kein Sippenwert zukommen.

Tabelle 2. Übersicht über die Möglichkeiten der Geschlechtsverteilung an den Infloreszenzen von *Sparganium*.

	♀ + ♂ Köpfchen	nur ♂ Köpfchen	nur ♀ Köpfchen
HF	alle Arten [bei *erectum* nur 1 × beobachtet]	*erectum* [*minimum*] [*simplex*] [*angustifolium*]	
CF_1	*americanum* *greenei* *(erectum)* *friesii*	*erectum* *androcladum*	*(friesii)* [*simplex*] [*erectum* durch Rudimentieren der ♂ Kö]
CF_2	*americanum* *greenei* *erectum* *friesii*	*androcladum* *(erectum)*	*friesii ?* [*erectum* durch Rudimentieren der ♂ Kö]
CF_{3-n}	*americanum* *greenei* *erectum*	[*erectum* durch Rudimentieren der ♀ Kö]	[*erectum* durch Rudimentieren der ♂ Kö]

( ) nicht seltene Ausnahme
[ ] sehr seltene Ausnahme
Diese Angaben beruhen nur auf eigenen Beobachtungen

Typ 3 *S. erectum* hat — vom Typ des *S. americanum* ausgehend, und zwar vermutlich von *S. greenei*, das ebenfalls häufig dimere Pistille besitzt — einen anderen Weg der Differenzierung eingeschlagen. Hier ist die ganze Hauptfloreszenz männlich geworden, und nur die obersten ein bis zwei Parakladien wiederholen diese Gestaltung. Von eigentlichen Bereicherungstrieben kann man hier nicht mehr sprechen, da die unteren Seitenzweige der ursprünglichen Bereicherungszone zum notwendigen Bestandteil der Infloreszenz geworden sind: nur sie tragen an der Basis weibliche Köpfchen (zum Begriff des Bereicherungstriebes vergleiche p. 403).

Neben diesem Normalfall der Infloreszenzgestaltung wurde noch eine Vielzahl von mehr oder weniger seltenen Ausnahmen beobachtet. Wie aus der Übersicht oben zu ersehen ist, verwirklicht *S. erectum* alle hier berücksichtigten Möglichkeiten der Geschlechtsverteilung außer einer rein weiblichen Hauptfloreszenz, die auch bei allen anderen *Sparganium*-Arten nicht vorzukommen scheint. Verletzte Exemplare können allerdings eine solche Gestaltung vortäuschen.

Unverzweigt scheinende Pflanzen kommen des öfteren vor und wurden von Rothert (1910: 19) als forma simplicior beschrieben. Anfangs hielt er sie für echt unverzweigt, später fand er jedoch an den weiblichen Köpfchen noch Reste von rudimentierten Seitenzweigen: „Da ich auf diese Mögligkeit [sic!]

erst ziemlich spät aufmerksam wurde, so kann ich nicht sicher angeben, ob vollkommen unverzweigte Infloreszenzen wirklich vorkommen."

In sehr seltenen Fällen scheint es unverzweigte Infloreszenzen zu geben, wie zwei Kümmerpflanzen im Botanischen Garten Berlin zeigten: Unter dem männlichen Abschnitt der Hauptfloreszenz trug die eine Pflanze nur ein sitzendes weibliches Köpfchen, an dem kein Rudiment eines Seitenzweiges nachgewiesen werden konnte. Die zweite Pflanze beschränkte sich allein auf die männlichen Köpfchen der Hauptachse.

Bei allen übrigen unverzweigt scheinenden Pflanzen konnte ich im frischen oder fixierten Zustand die rudimentierten Abschnitte der Seitenzweige nachweisen. Bei dem vermeintlichen Köpfchenstiel handelt es sich also um die Basis des Seitenzweiges, an dem das Köpfchen lateral sitzend inseriert ist. An Herbarmaterial hingegen konnte ich das Rudiment nicht immer auffinden, zumal ich die Früchte nicht entfernen wollte.

Wesentlich häufiger als die kümmerlichen unverzweigt erscheinenden Pflanzen sind kräftige bis sehr kräftige Individuen, bei denen nur der unterste Seitenzweig kümmerlich entwickelt ist: Entweder scheint nur ein gestieltes weibliches Köpfchen vorzuliegen, oder der Seitenzweig hat nur männliche Köpfchen entwickelt. Beide Fälle wurden sogar nebeneinander in einer Population beobachtet, und zwar an Pflanzen, die bis zu 1,50 m Höhe erreichten. Der auffällige Unterschied ist viel geringer, als man zuerst ahnen möchte: In beiden Fällen werden zwittrige Seitenzweige angelegt und von der Hemmungszone erfaßt; die einen Individuen lassen den männlichen Abschnitt des Seitenzweiges verkümmern (cf. Abb. 56, eine benachbarte reife Frucht soll als Größenvergleich zeigen, wie unauffällig das Zweigrudiment zwischen den Früchten sitzt), und bei den anderen findet man unter den entwickelten männlichen Köpfchen mit deutlicher Separation ein bis zwei rudimentierte weibliche Köpfchen. An Herbarmaterial sind die weiblichen Köpfchenrudimente deutlich erkennbar, die männlichen Köpfchenrudimente dagegen, wie schon oben erwähnt, nicht ohne weiteres. Offenbar hat Rothert sie nie gesehen und spricht (1910: 20) von gestielten weiblichen Köpfchen unterhalb der Seitenzweige.

Ein solcher Bauplan scheint mir jedoch unmöglich, selbst in den Fällen, wo ich ein Rudiment nicht eindeutig nachweisen konnte.

Die Tabelle 3 will an einigen Südberliner Wildpflanzen etwas von der Mannigfaltigkeit der Köpfchenverteilung an den Seitenzweigen zeigen. Die Seitenzweigscheitel der jungen Infloreszenz in der Spalte A hatten ihre Köpfchenausgliederung noch nicht abgeschlossen, doch zeigen die Zahlen schon, im Vergleich mit den entwickelten Pflanzen der übrigen Spalten, daß die Zahl der Köpfchen im Endkonglomerat nicht gering ist. Auffällig ist, daß entgegen dem üblichen Verhalten (Troll 1964: 191 ff.) die Zahl der Doppelköpfchen pro Parakladium bei dem Infloreszenzkegel akropetal ganz erheblich zunimmt. Im Zusammenhang mit der basipetalen Aufblühfolge werden diese Unterschiede im Verlauf der weiteren Entwicklung zwar noch gemildert werden, aber das

Tabelle 3. Köpfchenverteilung bei einigen Individuen von *Sparganium erectum*.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
HF	(14)	14	12	14	10	?	5	5	7
CF_1	0+(3)	1+ 6	0+3	0+ 4	1+6	2+ 8	2+2	1+6	1+3
CF_2	2+29	2+ 8	1+6	1+ 9	1+6	3+ 9	2+7	1+5	1+0
CF_3	2+23	2+10	2+7	1+10	1+4	3+ 9	2+0	1+0	
CF_4	2+22	2+10	2+9	2+ 9	1+6	3+10			
CF_5	2+14	2+(3)	2+9	2+(3)	1+6	4+(13)			
CF_6	2+14	2+11		2+11	2+8	6+11			
CF_7	1+11	1+ 9		3+13	2+8				
CF_8					2+8				

Für jeden Seitenzweig (CF_{1-8} von oben nach unten) ist die Zahl der weiblichen + männlichen Köpfchen angegeben; bei den eingeklammerten Zahlen ist das Zweigende abgebrochen bzw. in A noch nicht weiter entwickelt.

A Infloreszenzkegel, etwas älter als jener in Abb. 11

B eine etwa gleich starke Pflanze wie A, aber vollentwickelt, um eine Orientierung zu haben, wieviel Köpfchen ungefähr in die Endkonglomerate der Seitenzweige eingehen

C durchschnittliche Pflanze

D E F besonders stark entwickelte Pflanzen

G H I schwache Pflanzen

Normalverhalten wird sicherlich nicht erreicht. Man beachte hierzu, daß die Gesamtzahl der erkennbaren Köpfchen pro Seitenzweig bei ein und derselben entwickelten Pflanze ziemlich konstant ist.

Auch die Zahl der weiblichen Köpfchen ist meist bei mehreren benachbarten Seitenzweigen gleich groß; aber im ganzen nimmt sie — dem üblichen Verhalten von Parakladien entsprechend — basipetal deutlich zu, wenn auch nur selten so ausgeprägt wie bei Pflanze F. Am untersten entwickelten Seitenzweig allerdings nimmt sie oft schon wieder ab (Hemmungszone).

Im Normalfall folgen das nordamerikanische *S. eurycarpum* und das ostasiatische *S. stoloniferum* genau dem Infloreszenzbauplan von *S. erectum*. Bei *S. eurycarpum* fanden sich unter den wenigen Belegen des Herbar B einige Individuen, deren unterster Zweig wie bei *S. erectum* nur die weiblichen oder nur die männlichen Köpfchen entwickelt hatte, es zeigt also die gleichen Abwandlungstendenzen.

Typ 4 Wieder von *S. americanum* ausgehend haben die Arten der Untergattung *Xanthosparganium* den diametral entgegengesetzten Weg der Infloreszenzgestaltung eingeschlagen. Bei *S. erectum* wurden die Zweige zum notwendigen Bestandteil der Infloreszenz, fast alle Arten der Untergattung *Xanthosparganium* beschränken sich hingegen auf die Hauptfloreszenz. Seitenzweige gelangen nur bei *S. friesii* und *S. fluctuans* häufig zur Ausbildung. Bei *S. simplex* wurde sehr selten ein entwickelter Seitenzweig beobachtet (5 Pflanzen cf. p. 398 sowie Abb. 6 u. 54), bei den übrigen Arten dagegen nie, sie schei-

nen aber alle stets Seitenzweige anzulegen. Jedenfalls ließen sich an allen Arten, von denen ich frisches oder fixiertes Material zur Verfügung hatte, bei fast allen Individuen Rudimente von ein bis zwei eindeutigen Seitenzweigen nachweisen, während umgekehrt das Fehlen eines Seitenzweiges in keinem einzigen Fall gesichert werden konnte. (Außer bei *S. simplex* und *S. minimum* [cf. p. 386] wurden Seitenzweigrudimente auch bei *S. angustifolium* und *S. hyperboreum* nachgewiesen.)

4 a Der Infloreszenzbau von *S. simplex* ist auf S. 382 ff. ausführlich dargestellt. Um einige andere Arten anschließen zu können, sei hier das Wichtigste wiederholt. Am auffälligsten ist das Auftreten von konkauleszenten Verwachsungen, die in der Untergattung *Sparganium* völlig fehlen (mit seltener Ausnahme von *S. americanum* cf. Fußnote 15) und bei *Xanthosparganium* den Typ von *S. simplex* kennzeichnen. Hinzu kommt die Fähigkeit zur Stielung der unteren Köpfchen, die zwar nicht auf diesen Typ beschränkt ist, aber hier ihren ausgeprägten Höhepunkt findet. Die Überlagerung dieser Faktoren führt zu einer charakteristischen serialen Abfolge der Köpfcheninsertion von axillären gestielten Köpfchen über konkauleszent gestielte zu konkauleszent sitzenden und schließlich zu axillär sitzenden. Die ersten Glieder dieser Abfolge können durch eine mehr oder minder große Ausdehnung der subfloralen Hemmungszone zu unscheinbaren Achselknospen rudimentieren.

4 b Bei *S. angustifolium* ist die für *S. simplex* beschriebene Abfolge der Köpfcheninsertion auf eine geringere Zahl von Köpfchen zusammengedrängt. Diese Art besitzt normalerweise nur 1—3 weibliche Köpfchen (nach Glück 1924, der mehrere Bestände statistisch untersucht hat, bis zu 4 weiblichen Köpfchen) gegenüber *S. simplex* mit (1) 3—5 (6) weiblichen Köpfchen. Den besten Anhaltspunkt für das Ausmaß der Zusammendrängung bieten die axillär gestielten Köpfchen. Bei allen konkauleszenten Arten kann nach meinen bisherigen Beobachtungen nur das unterste entwickelte Köpfchen rein axillär gestielt sein, und zwar können es bei *S. simplex* das 4.—6. weibliche Köpfchen (von der Grenze ♀/♂ abwärts gezählt) und bei *S. angustifolium* das 2.—3. weibliche Köpfchen sein (bzw., aus Glücks Angaben zu schließen, das 4.). Nach oben hin schwankt die Begrenzung der Abfolge bei beiden Arten in gleichem Maße. Wenn die axillär sitzende Insertion nicht schon im weiblichen Bereich erreicht wird, dann ist fast immer das zweite oder im äußersten Fall das dritte männliche Köpfchen wieder rein axillär sitzend.

Abgesehen von der Zusammendrängung konnte ich keinen wesentlichen Unterschied in der Insertionsfolge beider Arten finden. Bei *S. angustifolium* kann allerdings häufiger als bei *S. simplex* die Stielung der Köpfchen fortfallen (z. B. an 5 von 7 Pflanzen aus dem See Longemer, Vogesen, an 2 von 6 Pflanzen aus der Umgebung von Hannover und an 3 von 6 Pflanzen vom Fellhorn bei Oberstdorf; alles Herbar B). Dagegen sah ich bei *S. simplex* nur relativ wenige 1—2köpfige Kümmerpflanzen ohne jegliche Stielung. Ein völliges Fehlen der Konkauleszenz habe ich an sicher bestimmbaren Pflanzen beider Arten nie

beobachtet[16]). Bei extremer Reduktion (z. B. rein männlich blühende Pflanzen) ist sie bei beiden Arten auf das unterste männliche Köpfchen beschränkt.

Übrigens kann man aus der geschilderten Zusammendrängung der Insertionsfolge ein bisher unbeachtetes Artmerkmal entnehmen: Pflanzen mit 2—3 weiblichen Köpfchen liegen im Überschneidungsbereich beider Arten; wenn bei solchen Individuen axillär gestielte Köpfchen auftreten, kann es sich nicht um reines *S. simplex* handeln.

4 c An die Reduktionsreihe von *S. simplex* zu *S. angustifolium* läßt sich deutlich, wenn auch mit etwas größerem Abstand, das arktisch bis boreal[17]) verbreitete *S. hyperboreum* anschließen. Die Zahl der weiblichen Köpfchen schwankt in den gleichen Grenzen wie bei *S. angustifolium* (1—4), jedoch liegen im Durchschnitt meist weniger weibliche Köpfchen vor. Die Abfolge der Insertion kann die gleiche wie bei *S. angustifolium* sein, daneben gibt es aber anscheinend auch Populationen, bei denen Stielung und Konkauleszenz völlig fehlen können (reines *S. hyperboreum*?). Deutlicher als diese Reduktionsreihe im weiblichen Bereich ist die parallel verlaufende des männlichen Infloreszenzabschnitts. Nach meinen Beobachtungen besitzt *S. simplex* (3) 4—7 männliche Köpfchen (nach Clapham, Tutin & Warburg 1962: 1055 sind es 3—10), *S. angustifolium* (1) 2—3 (4) (nach Ascherson & Graebner 1897: 287 sind es [1—]3—6) und *S. hyperboreum* nur 1 (nach Fernald 1950 selten 2).

Diese Reduktionsreihe findet eine gewisse Parallele in der Ökologie der Pflanzen. *S. simplex* mit seinen zahlreichen weiblichen Köpfchen und besonders seinem langen männlichen Abschnitt wächst meist als aufrechte Luftform; flutende Formen scheinen selten zu blühen. *S. angustifolium* und *S. hyperboreum* dagegen sind viel besser an die schwimmende Lebensweise angepaßt und kommen recht selten als aufrechte Landformen vor. Bei ersterer erreichen die größten Tragblätter der weiblichen Köpfchen nur ungefähr die Höhe der Infloreszenz, während sie bei den beiden letzteren weit darüber hinausragen.

Das Ausmaß der Konkauleszenz kann von wenigen Millimetern bis zu mehreren Zentimetern betragen (*S. angustifolium* bis 25 mm, *S. simplex* bis 37 mm gemessen). Bei *S. simplex* erstreckt sich die Konkauleszenz manchmal fast über das ganze Internodium bis zum nächsten Knoten (z. B. bei einer Pflanze aus Thüringen über 27 mm eines 30 mm langen Internodiums).

4 d Bei dem borealen *S. glomeratum* der alten und neuen Welt kann die Konkauleszenz sogar auf das nächste Internodium übergreifen, was zur namengebenden Zusammendrängung der obersten weiblichen Köpfchen führt.

Typ 5 *Sparganium minimum* wird von allen Autoren als am nächsten verwandt mit *S. hyperboreum* angesehen, allerdings tritt bei ihm nie

---

[16]) Clausen (1937: 190) gibt für einen Fundort von *S. chlorocarpum* rein axilläre ♀ Köpfchen an, und Rothert (1910: 22) erwähnt asiatische Formen von *S. simplex*, bei denen „sämtliche ♀ Köpfchen fast oder genau axillär sein können."

[17]) Ein Fundort in den Alpen (Glück 1938), Beleg im Herbar B.

Konkauleszenz auf. Diese beiden Arten besitzen die ärmsten Infloreszenzen in der Gattung.

Die Zahl der weiblichen Köpfchen beträgt meist nur 1—2, bisweilen 3, selten 4. Der männliche Abschnitt bleibt meist als Endköpfchen geballt und gliedert nur selten durch mehr oder weniger ausgeprägte Streckung seines untersten Internodiums ein zweites Köpfchen aus. Somit kann das unter dem Endkonglomerat stehende Doppelköpfchen also weiblich oder männlich sein, kann aber auch, was gar nicht so selten ist, als Zwitterköpfchen mit basalen männlichen PI und mehreren weiblichen oberen PI ausgebildet sein. Solche Zwitterköpfchen scheinen sonst in der Gattung selten zu sein und wurden in gleicher Ausbildung nur einmal bei *S. simplex* beobachtet (Taf. 6/2). Als äußerste Reduktion einer Infloreszenz finden sich bei *S. minimum* rein männlich blühende Pflanzen, die nur das Endköpfchen tragen.

Das oberste weibliche Köpfchen ist nie gestielt, beim zweiten ist die Stielung fakultativ, beim dritten und vierten weiblichen Köpfchen obligatorisch, und zwar kann schon der Stiel des zweiten Köpfchens über 20 mm erreichen. Als längsten Stiel habe ich bei einem vierten Köpfchen 28 mm gemessen und kann somit Rotherts Angabe von „etwa 2½ cm" (1910: 27) bestätigen. Die Fähigkeit zur Stielbildung tritt allerdings oft nicht in Erscheinung, da sich die meisten Individuen auf 1—2 weibliche Köpfchen beschränken (daher die Angabe in vielen Floren subsessil oder sitzend bis [sehr] kurz gestielt).

Zum gleichen Typ gehört das ostasiatische *S. japonicum* aus der *Americanum*-Gruppe der Untergattung *Sparganium*. Als einzige Art dieser Untergattung kommt es anscheinend nur unverzweigt vor, was von Juzepczuk irrtümlich (wohl von *S. japonicum* auf *S. americanum* schließend) als Merkmal des Cyclus angeführt wird. Wie bei *S. minimum* sind die weiblichen Köpfchen rein axillär gestielt bis sitzend, aber der männliche Abschnitt besteht aus zahlreichen Köpfchen.

Typ 6 Als letzten (noch fraglichen) Typ möchte ich *S. friesii* erwähnen. *S. friesii* und *S. fluctuans* sind die einzigen Arten der Untergattung *Xanthosparganium*, die häufig verzweigt vorkommen. Beide besitzen im Fruchtzustand scharf hakig gekrümmte Griffel und sind in tieferen kühlen Gewässern flutend zu Hause: *S. fluctuans* im nördlichen Amerika, *S. friesii* im nördlichen Eurasien. Bei den meisten verzweigten Exemplaren von *S. friesii* und generell bei *S. fluctuans* (jedenfalls liegen keine gegenteiligen Beschreibungen vor) sind die Seitenzweige wie die Hauptfloreszenz gestaltet, wir finden also dieselben Gestaltungsverhältnisse wie bei *S. americanum*.

Nicht selten aber trägt *S. friesii* rein weibliche Seitenzweige mit 2—3 weiblichen Köpfchen und bildet somit ein Gegenstück zu *S. androcladum* mit seinen rein männlichen Ästen. Es entsteht nun die Frage, ob die rein weiblichen Zweige durch Rudimentieren des männlichen Abschnittes entstehen wie bei *S. erectum*, oder über ein dreifach racemoses weibliches Endköpfchen verfügen wie *S. simplex*. Da *S. friesii* und *S. simplex* in eine Untergattung gerech-

net werden und ich an Herbarmaterial keine männlichen Rudimente finden konnte, halte ich letzteren Fall für wahrscheinlicher, und wir hätten in *S. friesii* den Modellfall eines Bindeglieds zwischen dem Typ des *S. americanum* mit zwittrigen Seitenzweigen und dem Typ des *S. simplex* mit weiblichen Seitenzweigen. Eine Entscheidung können aber erst Untersuchungen an frischem oder fixiertem Material bringen, und zwar möglichst als Populationsstudien, um festzustellen, ob die rein weiblichen Zweige nicht einfach auf Hybridisierung mit Arten der *Simplex*-Gruppe zurückgehen. Abgesehen von diesen weiblichen Seitenzweigen erhält die Infloreszenz durch den Mangel an auffälligen, gut sichtbaren Tragblättern bei den oberen weiblichen Köpfchen ein charakteristisches Aussehen.

Diese vergleichende Betrachtung der Infloreszenzen zeigt, wie die verschiedenen Gestaltungsmöglichkeiten in der Gattung *Sparganium* durch gleitende Reihen miteinander verbunden sind. Bestimmte Gestaltungsverhältnisse sind zwar für einzelne Taxa charakteristisch, ihre Verbreitung fällt aber in keinem einzigen Fall völlig mit den Taxongrenzen zusammen: Wenn ein bestimmter Bauplan auf eine Art A beschränkt scheint, so zeigt sich bei näherer Betrachtung, daß entweder dieser Bauplan auch in der Art B gelegentlich auftauchen kann oder daß wenigstens die Sippe A in Ausnahmefällen den Bauplan der Sippe B aufweist.

Aus der Tatsache, daß es für alle Gestaltungsverhältnisse noch lebende Zwischenglieder gibt, könnte man schließen, daß die Gruppe noch jung ist. Größere Lücken, wie sie in langen geologisch gemessenen Zeiträumen unvermeidbar scheinen, sind noch nicht gerissen worden.

Doch die fossilen Funde und die morphologische Isolation zu den nächsten Verwandten widersprechen zu deutlich. *Sparganium*-Funde reichen bis in die Kreide zurück, gehören also zu den ältesten Angiospermen-Funden überhaupt. Gemessen an diesen Evolutionszeiten und der Mannigfaltigkeit innerhalb jeder Art ist der Bauplan der Gattung *Sparganium* überraschend einförmig.

B. Embryologie

1. Mikrosporogenesis

Der äußere Bau des normalen Staubblattes zeigt wenig Auffälliges: Wie bei den meisten Angiospermen sitzt die dithecisch-tetrasporangiate Anthere basifix auf ihrem Filament, das — wie häufig bei Windblütlern — besonders streckungsfähig ist. Etwas charakteristisch ist nur die apikale Verbreiterung des Konnektivs, von der die Pollensäcke gleichsam überdacht werden.

Die Außenwand des Pollenfachs besteht aus vier Schichten: Epidermis, Endothecium, einer bald zerdrückten Zwischenschicht und dem Tapetum. Wie das Querschnittsbild Abb. 69 zeigt, ist das Endothecium zum Zentrum des Stamens hin nicht geschlossen. Zuweilen kommt es zu lokalen Vermehrungen der Zellschichten: an beliebigen Stellen des Wandumfanges können das Endo-

thecium, die Zwischenschicht oder das Tapetum aus zwei Zellagen bestehen. Ein durchgehend mehrschichtiges Tapetum, wie es die Formulierung von Clausen (1927: 22) suggeriert (und wie es Wunderlich 1954 entsprechend zitiert), konnte ich nie finden. Am stärksten ausgeprägt fand ich die Zweischichtigkeit am unteren linken Lokulus der Anthere von Abb. 57.

Die Darstellung der zentripetalen Ontogenie der Wandschichten soll später in Zusammenhang mit *Typha* erfolgen. Hier sei nur auf die Entwicklung von den Pollenmutterzellen zu den reifen Pollen und auf das Verhalten der Tapetumzellen eingegangen. Beide Bereiche sind nicht Neuland, ergaben aber noch einige wichtige Beobachtungen.

a) Tapetum

Das Verhalten der Tapetumzellen wurde von Tischler (1915: 72 ff.) für *S. erectum* und von seinem Schüler Clausen (1927: 15 ff.) für *S. simplex* beschrieben. Nach beiden Autoren sind die Tapetumzellen schließlich vierkernig, ehe sie die Pollenkörner umfließen[18]). In den zeitlichen Angaben über die einzelnen Entwicklungsschritte dagegen finden sich bedeutende Abweichungen: Während Tischler zur Zeit der Prophase der Meiose (Synapse = Zygotän) zweikernige Tapetumzellen und erst später bei vollzogener Tetradenteilung vier Kerne fand, gibt Clausen schon ein vierkerniges Tapetum für das Ruhekernstadium der Pollenmutterzellen an. Nach meinen Beobachtungen beruhen diese Unstimmigkeiten nicht auf einem Artunterschied zwischen *S. simplex* und *S. erectum*, denn ich konnte keinen Unterschied zwischen beiden Arten und auch zu *S. minimum* finden, wohl aber sind die Beschreibungen beider Autoren aus dem von mir eingehend untersuchten Verhalten von *S. erectum* verständlich. Vor Beginn der Meiose fand ich meist nur einen und niemals mehr als zwei Kerne in den Tapetumzellen (Abb. 57, 58). Das Zweikernstadium wird also wohl kurz vor der Meiose erreicht und herrscht dann während der Prophase der Meiose vor (cf. Tischler), doch wie die Abb. 59 und 60 zeigen, wird zu dieser Zeit eine zweite Kernteilung ohne nachfolgende Zytokinese in den Tapetumzellen vollzogen, also das Vierkernstadium erreicht. Da sich weder die Pollenmutterzellen noch die Tapetumkerne synchron teilen, kann man ab und zu auf einem Schnitt schon einzelne vierkernige Tapetumzellen neben letzten Pollenmutterzellen mit Ruhekern finden (Abb. 60). Vermutlich hat Clausen das Zusammentreffen dieser Stadien überbewertet, was aus schnittechnischen Gründen naheliegt: Oft findet man nicht die vollständige Zahl der Kerne und hält zu leicht eindeutige Höchstzahlen für den Normalfall. Seine Fig. 38 jedoch, die er als Beleg für das Aussehen der Tapetumzellen während des Ruhestadiums der PMZ anführt, dürfte mit größter Wahrscheinlichkeit der ersten Reifungsteilung entsprechen; da nach seiner Darstellung zu dieser Zeit das Vierkernstadium

[18]) In der Zusammenstellung bei Wunderlich (1954: 44) werden von Tischlers Untersuchungen irrtümlich nur 2 Kerne pro Tapetumzelle referiert.

noch andauert, wählte er wahrscheinlich das überzeugendere Bild mit vier Kernen in fast jeder Tapetumzelle.

Gegen Ende der Meiose I (vorwiegend in der Telophase) erfolgt sogar (mit welcher Regelmäßigkeit? s. u. Mitosestörungen) in den Tapetumzellen aller drei untersuchten Arten eine dritte freie Mitose (Abb. 61—63 und Tafel 7 *S. erectum*, Abb. 64 und 65 *S. minimum*; Clausen bildet in Fig. 39 eine fünfkernige Zelle ab, ohne davon Notiz zu nehmen). In der Zusammenstellung von Wunderlich (1954) wird diese hohe Kernzahl (8) für das Tapetum von Monokotylen noch nicht angegeben, und so dürfte es sich um den ersten sicheren Nachweis handeln. Unter den Dikotylen ist Achtkernigkeit bei mehreren Familien, selten sogar Sechzehnkernigkeit beobachtet worden.

Wie die Abb. 63 und 64 zeigen, finden sich neben den vielkernigen Zellen nicht selten auch Zellen mit wenigen, dafür größeren Kernen. Die bisweilen hantelförmige Gestalt deutet auf Mitosestörungen.

Die Struktur des Plasmas der achtkernigen Zellen ist grobkörnig mit kleinen Vakuolen. Das Plasma wird durch die Doppelfärbung Hämatoxylin nach Heidenhain und Fastgreen FCF nicht grün, wie sich das Plasma der anderen Zellen normalerweise anfärbt, sondern grau, so daß sich die grauschwarzen Kerne nur wenig von dem Plasma abheben. Denn die Kerne selbst sind sehr chromatinarm und färben sich nur schwach mit Hämatoxylin, nur die Nucleoli sind kräftig tingiert.

Nach der Meiosis II, wenn die Tetraden noch zusammenhängen, beginnen die Tapetumzellen sich deutlich in das Pollensacklumen vorzuwölben (Abb. 66): Die Wände werden bald aufgelöst, und schließlich füllt das Plasma ± die Räume zwischen den einzelnen jungen, noch einkernigen Pollenkörnern (Abb. 67).

Diese Beobachtungen stimmen weder mit der Beschreibung von Tischler noch mit jener von Clausen völlig überein. Tischler konstatierte noch nach dem Tetradenzerfall trennende Plasmawände zwischen den ursprünglichen Tapetumzellen, während Clausen angibt, daß sich die Tapetumzellen in der Meiosis I vorwölben und daß schon im Tetradenstadium „die Inhalte der einzelnen Tapetumzellen seitlich zusammengeflossen" vorlägen (ohne daß er Wandreste erwähnt). Meine Beobachtungen liegen in der Mitte: die Wände werden während des Tetradenstadiums vollständig gelöst. Gehen diese unterschiedlichen Ergebnisse auf die Rechnung von variablem Verhalten der Pflanzen, unscharfen Beschreibungen oder unterschiedlichen Fixierungs- und Färbetechniken? Worauf sie auch immer zurückgehen mögen, sie warnen vor einer zu fein differenzierten Typisierung des Tapetumverhaltens. Besonders die Unterscheidung in der postmeiotischen Phase zwischen amöboider (im engen Sinne von Carniel 1952 und 1963, der sich 1963: 166 auf Chiarugi 1927 beruft, nicht im umfassenden Sinn von Schnarf 1923 und 1929) und periplasmodialer Ausbildung stößt bei *Sparganium* offenbar auf so gleitende Übergänge, daß sie wenig sinnvoll erscheint. Daher möchte ich mich Steffen und Land-

MANN (1957) anschließen, die das amöboide Verhalten nicht vom falschen Periplasmodium als eigenen Typ trennen (vgl. dagegen „Grundtypen" bei CARNIEL 1963: 167). Nach ihrer Gliederung gehört *Sparganium* zu jenem zellulär-mehrkernigen Tapetumtyp, der postmeiotisch mit Degenerationserscheinungen die Tetraden und schließlich die Einzelkörner als falsches Periplasmodium umfließt. Ob dieses Verhalten nun dem rein zellulären Typ oder dem echten Periplasmodium näher steht, möchte ich dahingestellt sein lassen.

b) Pollenentwicklung

Die Pollenmutterzellen teilen sich nach dem sukzedanen Typ. Die erste Teilungsspindel ist parallel zur Längsachse der Anthere orientiert, dadurch liegen die Zellen im Dyadenstadium übereinander. Bei der zweiten Teilung treten dann die verschiedensten Spindellagen auf. Überwiegend stehen sie senkrecht zur ersten Spindel: Die Tetraden sind daher am häufigsten vom dekussierten oder isobilateralen Typ (Abb. 68/4 und 5). Seltener führen andere Spindellagen zum linearen oder zum T-förmigen Typ (Abb. 68/1 und 2). In sehr seltenen Fällen stehen die Spindeln unter etwa 45° schräg zur ersten Wand (Abb. 68/3). Während der Ausdifferenzierung der Exine geht die Pollenkornmitose und die Ausbildung der Verdickungsleisten des Endotheciums vor sich (Abb. 69). Der reife Pollen ist zweikernig (ELFVING 1879: 13, BREWBAKER 1967: 1081; entgegen der Angabe von drei Kernen bei SCHNARF 1931: 286, der sich irrtümlicherweise auf ELFVING beruft, und entgegen der problematischen Beschreibung einer Prothalliumzelle bei *S. simplex* s. l. durch CAMPBELL 1899 b).

Eine ähnliche Variabilität der Tetradenanordnung ist bisher anscheinend nicht oft beschrieben worden. MAHESHWARI (1950: 46) zitiert folgende Gattungen, bei denen mehr als ein Tetradentyp für dieselbe Art angegeben wird: *Laurus, Nicolaia, Ottelia, Agave, Musa, Neottia* und *Habenaria*. Bei der Zingiberacee *Nicolaia* (BOEHM 1931: 414) kommen sogar vier Typen nebeneinander vor: isobilaterale, dekussierte, lineare und T-förmige Anordnung. Dieselbe Mannigfaltigkeit findet sich bei *Typha* (GOEBEL 1880: 442 und 1933: 1989 und SCHAFFNER 1897) und *Centrolepis* (HAMANN 1962: 156). Falls diese Variabilität wirklich selten sein sollte, läge hier ein schönes Merkmal vor, das die Verwandtschaft von *Sparganium* und *Typha* unterstreicht. Allerdings äußert SUESSENGUTH (1919: 9): „Sehr häufig treten innerhalb einer Anthere natürlich mehrere Typen gemischt auf" und nennt Orchideen und *Typha*, sowie nach eigenen Untersuchungen *Chlorophytum* und *Anthurium*.

2. Megasporogenese und Megagametogenese

Jedes Fruchtblatt umschließt eine einzige anatrope Samenanlage, die von seiner Ventralseite apotrop in die Karpellhöhle hineinhängt (Abb. 70/2 und 72/2 sowie Tafel 6, Fig. 3 u. 4). Die Samenanlage ist crassinucellat und bitegmisch. Die beiden ganz überwiegend zweischichtigen Integumente werden

am Grunde des Nuzellus von der Epidermis ausgegliedert und bilden später gemeinsam die Mikropyle (Exostom).

Im oberen Teil des Nuzellus liegt in zentraler Stellung subepidermal die einzige primäre Archesporzelle. Sie hebt sich deutlich durch ihre vielfache Größe und geringere Färbbarkeit von den umgebenden Zellen ab (Abb. 70/1). Durch Abgliederung einer parietalen Zelle wird sie zur Megasporenmutterzelle (Abb. 71). Erstere, die Deckzelle, bildet durch antikline und perikline Teilungen im Durchschnitt drei Zellschichten (Abb. 74—76 zeigen die jüngeren Stadien). Hinzu kommen noch 1—2 perikline Teilungen in der darüberliegenden Epidermis, so daß der reife Embryosack von 4—8 Zellschichten bedeckt wird (Nuzellusschnabel und Nuzelluskalotte).

Der erste Teilungsschritt der Megasporenmutterzelle liefert zwei inäquale Zellen, die basale ist stets größer (Abb. 72, 73). Zu diesem Zeitpunkt sind bei *S. erectum* das innere und äußere Integument schon bis zur Höhe der Nuzellusspitze herangewachsen (Abb. 72/2), während bei *S. simplex* die Ausgliederung des äußeren Integuments gerade erst beginnt (Abb. 77). Durch die zweite Reifungsteilung entsteht dann eine lineare Tetrade, deren basale und größte Zelle sich zum Embryosack weiterentwickelt (Abb. 73, 74). Die sterilen Megasporen degenerieren und sind nur noch kurze Zeit, etwa bis zum Zweikernstadium des Embryosacks erkennbar (Abb. 75). Wie Abb. 75 weiterhin zeigt, begeben sich die beiden ersten Kerne des Embryosacks an die beiden Pole und werden durch eine zentrale Vakuole getrennt. Durch zwei weitere Kernteilungen — Vierkernstadium Abb. 76 — entsteht der achtkernige Embryosack, der ganz nach dem Normaltyp (Polygonum-Typ) gebaut ist (Abb. 78).

Eine erste Beschreibung von der Morphologie der Samenanlage gibt Dietz (1887: 45 ff.). Aus ihr lassen sich einige wichtige Charakteristika wie Deckzell- und Epistasebildung und die lineare Tetradenanordnung herauslesen: Anfangs würde die „Mutterzelle des Embryosacks" von ein bis zwei, später, wenn diese Mutterzelle 3—4 übereinanderliegende Tochterzellen hervorgebracht hat, von etwa 4—5 Zellschichten bedeckt. Allerdings weicht seine Darstellung der zeitlichen Abfolge von meinen Beobachtungen ab. Nach ihm ist die „Mutterzelle des Embryosacks" (= primäre bzw. sekundäre Archesporzelle) schon vor Beginn der Integumentausgliederung, wenn also die Samenanlage noch ein ungekrümmter Zapfen ist, zu erkennen. Während der Einkrümmung um 90° soll dann die Megasporenmutterzelle geteilt und das innere Integument angelegt werden. Erst wenn die Umwendung der Samenanlage 90° überschreite, erscheine das äußere Integument. Wie Abb. 70/1 und 2 zeigen, sind zur Zeit des 90°-Winkels bei *S. erectum* (das auch Dietz untersuchte) schon beide Integumente vorhanden, und noch hat die primäre Archesporzelle keine Deckzelle abgegliedert. Doch stimmt die Beschreibung von Dietz auffallend für meine Beobachtung an *S. simplex*: Die Samenanlage in Abb. 77 befindet sich schon im Dyadenstadium. Die Frage, ob hier ein Artunterschied vorliegt und

Dietz irrtümlich in diesem Fall eine Pflanze von S. *simplex* untersuchte[19]), oder ob die zeitliche Abfolge der Entwicklungsschritte bei dem polymorphen S. *erectum* so stark variieren kann, muß offen bleiben.

3. Endospermentwicklung

Offenbar begeben sich die beiden Polkerne bald nach ihrer Entstehung in die Mitte des Embryosacks, wo sie eine Zeitlang nebeneinander liegenbleiben, ehe sie hier zum sekundären Embryosackkern verschmelzen. Denn nur einmal wurden sie getrennt angetroffen, der eine schon in der Mitte, der andere noch dicht bei den Antipoden, hingegen achtmal im Zentrum nebeneinanderliegend und sechsmal ebendort verschmolzen.

Befruchtungsstadien konnte ich nicht beobachten. Den primären Endospermkern, deutlich größer als der sekundäre Embryosackkern, fand ich nur in der chalazalen Region.

In dieser Lage des primären Endospermkerns ist ein erster Hinweis auf den helobialen Endospermtyp gegeben. Die erste Wand teilt dann entsprechend den Embryosack in zwei sehr ungleiche Abschnitte, eine kleine chalazale und eine sehr viel größere mikropylare Kammer. Bei S. *erectum* kann der Größenunterschied noch vor der nächsten Kernteilung über das Hundertfache betragen (Abb. 79, vergleiche hiermit Abb. 80, ein etwas älteres Stadium von S. *simplex*).

In der mikropylaren Kammer erfolgen die freien Kernteilungen weitgehend synchron: Bei den Kernteilungsstadien in Abb. 85 liegen nur wenige Anaphasen neben den überwiegenden Metaphasen vor, sind die Phasenunterschiede der einzelnen Kerne also gering. Entsprechend betragen die beobachteten mikropylaren Kernzahlen meist angenähert ein Vielfaches von zwei. Leichte Abweichungen besonders bei höheren Zahlen sind schnittechnisch verständlich und müssen wohl als Fehlzählung vernachlässigt werden, so 513 statt 512, 125 statt 128, 33 statt 32. (Doch finden sich einige Zählungen, die einwandfrei stark von der Reihe 2^n abweichen, wo also einzelne Kerne gewisse Teilungen nicht mitgemacht haben, z. B. zweimal wurde 12 statt 16 gezählt, 21 statt 32.)

In der chalazalen Kammer dagegen herrscht größte Mannigfaltigkeit. Die Zellwandbildung ist sehr variabel und kann gelegentlich schon bei den ersten Kernteilungen unterbleiben, so daß beide Kammern dem nukleären Typus folgen. In einer Samenanlage von S. *erectum* standen z. B. 16 Kerne in der ungeteilten chalazalen Kammer (Abb. 87 zeigt neun davon zufällig in einem Schnitt von 10 μ Dicke getroffen) 64 Kernen in der mikropylaren Kammer gegenüber, und bei S. *simplex* waren einmal beide Kammern 4kernig nukleär (Abb. 83), ein andermal zeigte die ungeteilte chalazale Kammer 8 synchrone

[19]) Für eine solche Verwechslung, die bei jüngeren Entwicklungsstadien durchaus denkbar ist, sprechen noch die Angaben von gelegentlicher Konkauleszenz und von weiblichen Köpfchen unmittelbar an der Hauptachse (beides 1887: 40; zu letzteren vgl. Fußnote 9).

Kernteilungen (Abb. 86). Im anderen Extrem folgt jeder Kernteilung eine Zellwandbildung: Bei beiden untersuchten Arten wurden 4 einkernige Zellen in der chalazalen Kammer beobachtet (bei *S. erectum* neben einer ca. 61kernigen mikropylaren Kammer [s. oben!], Abb. 82, bei *S. simplex* neben einer 16kernigen) und bei *S. simplex* bestand das chalazale Endosperm einmal sogar aus 12 einkernigen Zellen. Diese Extreme rein nukleären und rein zellulären Verhaltens der chalazalen Kammer konnten — statistisch leicht verständlich — nur bei niederen Kernzahlen festgestellt werden. Zwischenformen sind auch nur bei niederen Zahlen bisweilen regelmäßig, z. B. zwei chalazale Kammern mit je 4 Kernen, meist (vor allem später) findet man 1-, 2-, 3- und 4kernige Zellen bunt durcheinander. Die Kerne einer Zelle teilen sich oft — aber durchaus nicht immer (Abb. 84) — synchron (Abb. 85 und 86), und erst recht teilen sich die Kerne benachbarter Zellen unabhängig voneinander.

Nicht selten gibt es auffällige Größenunterschiede bei den Kernen, und zwar sowohl jeweils einheitlich bei verschiedenen Samenanlagen (Abb. 88, wo von den scheibenförmigen Kernen einer in Aufsicht und die übrigen im Querschnitt getroffen sind) als auch in einer chalazalen Kammer nebeneinander (Abb. 89). Offenbar liegt Polyploidie vor, die wahrscheinlich endomitotisch entsteht, da ich keine Bildungen beobachten konnte, die auf Restitutionskernbildung oder Ruhekernverschmelzung schließen lassen.

Die älteste beobachtete chalazale Endospermkammer, in der die Kerne und Zellwände noch zu erkennen waren, zeigt Abb. 90/2. Sie besitzt etwa 400 Zellen. Im Vergleich mit den durchschnittlichen frühen Stadien der chalazalen Kammer ist die Kernzahl pro Zelle nicht erhöht, also ist wohl ein Teil der freien Kernteilungen durch spätere Wandbildungen wieder ausgeglichen worden.

Bei dieser Variabilität der Kernteilungen in der chalazalen Kammer ist es nicht verwunderlich, daß keine deutliche Abhängigkeit zwischen Kernzahlen der mikropylaren und der chalazalen Kammer besteht. Nach den Kernzahlen zu schließen, können die Kernteilungen bis zum 5. Teilungsschritt in beiden Kammern ungefähr synchron verlaufen, ein entsprechendes Kernteilungsbild fand ich aber nur für den 1. Teilungsschritt (Abb. 80).

Ungefähr nach der 10. freien Kernteilung (an einem Beispiel wurden 1729 Kerne gezählt, zu denen noch etwa 300 Kerne für drei unbrauchbare Schnitte kommen) beginnt die Zellwandbildung in der mikropylaren Kammer, und zwar von der Peripherie her, wobei die mikropylare Region voraneilt. Dabei entstehen einkernige Zellen, während im reifen mikropylaren Endosperm (Abb. 90/2) häufig 2(-4)kernige Zellen vorliegen. Die wenigen vorliegenden Beobachtungen reichen für eine befriedigende Typisierung (im Sinne von Hegelmaier 1885) noch nicht aus.

Besonders im Endosperm des reifen Samens unterscheidet sich die äußerste Zellschicht der mikropylaren Kammer, soweit sie an der Außenwand des Embryosacks liegt, durch Form, Färbbarkeit und Inhaltsstoffe deutlich von dem übrigen Gewebe. Die flachen Zellen zeigen, ähnlich wie jene der chalazalen

Kammer, ein dichteres Plasma und enthalten auch keine Eiweißkristalle. Hier liegt eine auffallende Übereinstimmung mit den Philydraceen (Hamann 1966: 62—67 und Abb. 23 C) vor, wo diese abweichende Schicht allerdings auch jener Wand anliegt, die die mikropylare von der chalazalen Kammer trennt.

Der Nuzellus ist bis auf geringe Reste an der Chalaza und der Mikropyle resorbiert.

4. Diskussion zur Antipodenvermehrung und Endospermbildung

In mehreren Arbeiten deutete Campbell (1897: 57, 1899 a und b) den oben beschriebenen Basalapparat des Endosperms bei *Sparganium simplex*, *S. greenei* und *S. eurycarpum* als Antipodenvermehrung. Auf die von Tischler (1912) und entschiedener von Palm (1915) geäußerten Zweifel hin untersuchte Schürhoff (1921) verschiedene *Sparganium*-Arten und „konnte die Angaben Campbells voll und ganz bestätigen. Im besonderen fand ich bei *Sparganium minimum* Fries. [sic!] ein Stadium, das völlige Klärung brachte".

Campbells Abbildungen 3 und 7 von 1899 a sind sehr suggestiv, doch wenig beweisend, da die drei Entwicklungsstadien zu weit auseinanderliegen. In korrekter Beschreibung gibt er an, daß die vorher auffallend kleinen Antipoden recht plötzlich zu einem Vielfachen ihrer ursprünglichen Dimensionen herangewachsen seien.

Interessant sind die einschlägigen Abbildungen Campbells (1899 b) mit mehreren Zwischenstadien. Da diese nicht jedem zur Hand sein werden (auch Tischler, Palm und Schürhoff kannten sie offenbar nicht), gebe ich sie hier

---

Abb. 10. Embryosack und Ausschnitte der chalazalen Region von *Sparganium greenei* (Fig. 15—21? Widersprüche in der Legende!) und *S. simplex* (übrige). Aus Campbell 1899 b.

Abb. 10. Originallegende.

Figs. 4, 5, 7, 15 and 23 refer to *Sparganium Greenii* Morong, the others to *S. simplex* Huds. — Fig. 15. Section of the nucellus and mature embryo-sac of *S. Greenii*. A large cell (an extra antipodal?), lies above the three antipodal cells. — Fig. 16. The antipodal region of fig. 16 [15] more highly magnified. — Fig. 21. Two of the antipodal cells from the same sac more highly magnified. — Fig. 26. A recently fertilized embryo-sac; one of the enlarged antipodals, *ant.*, is shown. The endosperm-nucleus has divided once. — Fig. 27. The antipodal region of the same more highly magnified; the three enlarged antipodal cells lie in the same plane; one of the two endosperm-nuclei is shown. — Fig. 28. Enlarged antipodal cells from an older sac; each of the cells shown has two nuclei; the whole number of nuclei was eight or nine. — Fig. 29. Two sections of the antipodal group from a still older sac; some of the nuclei are dividing; twelve antipodal nuclei could be distinguished. — Fig. 30. Nearly median section of the antipodal group from a much older sac. Divisions have formed between all the nuclei; numerous free endosperm-nuclei, *en.*, are present. — Fig. 33. Antipodal cells from the unfertilized sac of *S. Greenii*. — Fig. 34. Antipodal group shortly after fertilization; the upper cell has enlarged and divided; the two lower ones show indications of disintegration. — Fig. 35. Antipodal group of *S. Greenii* in which all the cells appear active. — Fig. 36. A somewhat older group of the same species; growth is mainly confined to the upper cell.

Abb. 10
Legende s. gegenüber.

in Abb. 10 für eine kritische Beurteilung wieder. In seinen Abbildungen 34, 35, 36 sah er — wie es bei der charakteristischen Anordnung der Antipodenzellen von *Sparganium* üblich ist — nur jeweils 2 Antipodenzellen auf einem Schnitt und hielt die chalazale Kammer für die dritte nach der Befruchtung stark vergrößerte Antipode. Bei Abbildung 34 vermerkt er Degenerationserscheinungen in den beiden („unteren") Antipoden: Die chalazale Zellgruppe geht in diesem Falle nach seiner Deutung nur auf eine Zelle zurück, während bei den älteren Stadien, wo er keine Antipodenreste mehr sah (z. B. Abb. 29 und 30) alle drei Antipoden an der chalazalen Zellgruppe beteiligt sein sollen. Campbell hat also bei den Samenanlagen der Abb. 34—36 die dritte Antipode auf dem Nachbarschnitt der Serie nicht gesehen und erstaunlicherweise keinen Anstoß an der seltsam deckenden Lage seiner dritten (hypothetischen) Antipodenzelle genommen, für die es kein Vorbild bei den eindeutigen Antipoden unbefruchteter Samenanlagen in Abb. 21 und 33 gibt. Und noch verwunderlicher: Als er in Abb. 15 (die Abbildung ist zwar undeutlich, aber seine Figurenerklärung ist eindeutig "a large cell (an extra antipodal?) lies above the three antipodals") alle drei Antipoden von der chalazalen Kammer bedeckt vorfand, erkannte er nicht die Identität mit dem Stadium der Abb. 35 und 36. Die erwähnten Abbildungen Campbells weichen nicht von meinen Beobachtungen ab, und wenn man sie unabhängig von seinen Deutungen auf die Möglichkeiten Antipodenvermehrung oder helobiales Endosperm prüft, so findet man nichts, was für die erste und gegen die zweite Möglichkeit spricht.

Der eindeutige Nachweis aller drei Antipoden mit verschiedenen Degenerationserscheinungen ist kontinuierlich bis etwa zum 256-Kernstadium der mikropylaren Kammer möglich; allerdings heben sie sich in ihrer basalen Tasche nicht auffällig vom umgebenden Nuzellus ab, so daß man leicht den Embryosack falsch umgrenzt (Abb. 84). Oft beginnt die Degeneration schon (besonders bei *S. simplex*), wenn die chalazale Kammer gerade erst zwei Teilungsschritte vollzogen hat. Dabei sind entweder die Kerne lange Zeit gut erkennbar, während das Plasma schon mehr oder weniger resorbiert, also verschwunden ist, oder häufiger verklumpt das Plasma (kenntlich durch stärkere Färbbarkeit) und liegt in der Zellmitte, wo es nach und nach abgebaut wird. Die Zellkerne sind in diesem Falle meist nicht erkennbar. Die Plasmazusammenziehung ruft manchmal sogar Gebilde hervor, die an Kernteilungsstadien erinnern.

Bei dem von Schürhoff abgebildeten Stadium handelt es sich höchstwahrscheinlich um solche Degenerationserscheinungen, die von ihm für Mitosestadien der Antipoden gehalten wurden.

Damit komme ich zu dem kuriosen Ergebnis, daß die Zweifler mit fragmentarischen Kenntnissen der Originalarbeiten recht behalten haben und daß die beiden Untersucher des Objektes irrten[20]). Allerdings waren zur Zeit von

[20]) In einer vorläufigen Mitteilung kommt Asplund (1968) ebenfalls zu dem Resultat, daß bei *Sparganium erectum* keine Antipodenvermehrung, sondern ein helobiales Endosperm vorliegt.

Campbells *Sparganium*-Arbeiten erst wenige Beispiele für einen endospermalen Basalapparat bekannt und der Begriff „helobiales Endosperm" noch nicht geprägt. Um so erstaunlicher ist, daß der Zytologe Schürhoff offenbar Degenerationserscheinungen für Mitosen halten kann und im übrigen mit dem Wissen um die Verwechslungsmöglichkeit lapidar erklärt, er könne „die Angaben Campbells voll und ganz bestätigen".

Wie ordnet sich nun *Sparganium* in die bisher beschriebenen Typen des helobialen Endosperms ein? Für diese Betrachtung bietet sich die Darstellung von Swamy & Parameswaran (1963) an, wo auf Seite 29 die wesentlichen Charakteristika des helobialen Endosperms bei Monokotylen zusammengefaßt werden. Aufschlußreich ist der genaue Vergleich, ob und wieweit sich *Sparganium* diesen Punkten fügt.

I—III betrifft die Lage des primären Endospermkerns, die Bildung von zwei ungleichen Kammern durch eine Wand und die unterschiedliche Färbbarkeit der Protoplasten. *Sparganium* folgt dem üblichen Verhalten.

IV Der mikropylare Kern soll sich von der neugebildeten Wand entfernen, ehe er eine neue Teilung eingeht. Nach Abb. 80 u. 81 scheint dieses Verhalten für *Sparganium* nicht zuzutreffen.

V Wie üblich sind auch bei *Sparganium* die ersten Kernteilungen in der mikropylaren Kammer frei, und die Zellbildung findet viel später statt.

VI Die freie Kernteilung, die bei den Monokotylen auch für die chalazale Kammer charakteristisch ist, sofern hier überhaupt eine Kernteilung stattfindet, ist bei *Sparganium* zumindest häufig. Ob daneben auch normale Zellteilungen mit der Wandbildung in der Telophase vorkommen, vermag ich nicht zu sagen.

VII In Übersetzung: „In den Fällen von coenozytischen chalazalen Kammern können nur die ersten wenigen Teilungen synchron in den Schwesterkammern verlaufen. Die chalazale Endospermzelle bleibt signifikant hinter der mikropylaren Kammer in bezug auf Zahl und Häufigkeit der Kernteilungen zurück."

Da nach den Ausführungen der Autoren (p. 25—26) nur manchmal die 2.—4. Kernteilung noch synchron verläuft, stellt das Verhalten von *Sparganium* mit bis zu fünf (etwa?) synchronen Kernteilungen (32 Kerne je Kammer wurden gezählt) ein beachtenswertes Extrem dar.

VIII In Übersetzung: „Wenn eine Wandbildung in der chalazalen Endospermzelle auftritt, dann ist sie signifikant verspätet, und zwar nicht nur in bezug auf ihre eigene Ontogenie, sondern auch im Vergleich mit dem Zeitpunkt der Zellbildung in der mikropylaren Kammer."

Hier weicht *Sparganium* am auffälligsten ab und folgt einem Typ, der nach Swamy & Parameswaran nur bei *Dikotyledonen* vorkommen soll (p. 45 und 48). Doch scheint eine frühzeitige Kammerung des chalazalen Endosperms noch mehrfach bei Monokotylen vorzukommen:

Bromeliaceae:

Tillandsia usneoides (Billings 1904, von Swamy & Parameswaran 1963 bezweifelt, was Hamann 1966: 116 aber für völlig unbegründet hält)
Ananassa sativa var. *microcephala* (Tischler 1912: 32 ff., ist wohl als helobiales Endosperm zu deuten)
Lindmannia penduliflora (Lakshmanan 1967)
weitere Bromeliaceae (Hamann mdl.)

Butomaceae:

Butomus umbellatus (Palm 1915: 21 beschreibt eine Basalkammer mit 10 Kernen und abgegrenzten Plasmapartien)

Philydraceae:

Philydrum lanuginosum und *Philydrella pygmaea*, d. h. bei beiden darauf untersuchten Arten (Hamann 1966)

Juncaceae:

Luzula multiflora (Brenner 1922, von Hamann 1966: 116 mit Philydraceae-Verhältnissen verglichen)

C. Zur Rolle der Windblütigkeit in der Evolution von Sparganium

Von entscheidender Bedeutung für die Evolution der Gattung *Sparganium* war der (Wieder-)Erwerb der Windblütigkeit. Hypothetische Ausgangsform auf der Angiospermenstufe ist die entomophile Blüte mit ihren Organisationsmerkmalen Zwittrigkeit, Blütenhülle, mehrzähliges Gynoeceum und radiäre Symmetrie. Im Zusammenhang mit der neuerworbenen Windblütigkeit finden mehrere reduktive Anpassungen statt, deren relatives Alter wenigstens teilweise mit einiger Wahrscheinlichkeit erschlossen werden kann:

1. Zuerst mag wohl die Zusammenballung der Blüten eingesetzt haben, die Kondensation ehemaliger mehr oder weniger ausgeprägter Doppeltrauben zu Doppelköpfchen (wahrscheinlich mit Zwitterblüten, da noch heute ♂ und ♀ Köpfchen dieselbe Organisation zeigen).
2. Vermutlich wurde dann frühzeitig die Geschlechtertrennung vollzogen, denn ♂ und ♀ Blüten gingen bei den folgenden Schritten verschiedene Wege, und zudem ist die Geschlechtertrennung heute so gefestigt, daß Zwitterblüten eine seltene Ausnahme darstellen.
3. a) Die ♂ Blüte: Die radiärsymmetrische Blüte mit schraubiger Anordnung der Phyllome nach der $^2/_5$ Stellung führt zur Orthostichenbildung und erlaubt die longitudinale Blattpaarung.

   b) Die ♀ Blüte: Reduktion im Gynoeceum, begleitet oder gefolgt von der
4. Auflösung der Blütensymmetrie. Es kommt zur Reduktion in den Perianthzahlen, im Androeceum eventuell Vermehrung. Letztere Vorgänge sind offensichtlich am jüngsten, da sie an den rezenten Vertretern noch in lebhaftem Fluß sind.

Die schwankenden Organzahlen sind also nicht Kennzeichen einer entstehenden, sondern einer sich auflösenden Blütenorganisation.

D. Taxonomischer Ausblick

Bei den vorliegenden Untersuchungen an *Sparganium* haben sich einige Änderungen für systematisch wichtige Merkmale ergeben. Ohne die entsprechenden Nachuntersuchungen an den wahrscheinlichen und vermuteten Verwandten läßt sich allerdings die Tragweite der neuen Ergebnisse nicht ausreichend abschätzen, und erst recht ist es noch zu früh, systematische Konsequenzen zu ziehen. So sei hier nur angedeutet, in welcher Richtung weitere Untersuchungen ansetzen könnten.

Schürhoff (1921) versucht mit folgender, rein zytologischer Charakteristik die Pandanales s. l. von den Helobiae abzuheben:

Pandanales:	Helobiae:
kein Mikrosporenperiplasmodium	Periplasmodium
zweikernige Pollen	dreikernige Pollen
kein Basalapparat	Basalapparat
Vermehrung der Antipoden (Typhaceae?)	keine Antipodenvermehrung
keine große Suspensorzelle	riesenhafte Suspensorzelle

Er faßt damit die wichtigsten bekannten Merkmale zusammen. Man könnte höchstens noch die frappierende Ähnlichkeit der köpfchenförmigen Partialinfloreszenzen von *Sparganium* mit jenen mancher Pandani (z. B. *Pandanus sparganioides* Bak.) hinzufügen.

Die schöne zytologische Gegenüberstellung, die durch Schoenebecks Arbeit (1924) über die Antipodenvermehrung bei *Typha* scheinbar noch bestätigt wurde, ist weitgehend hinfällig: Statt der Antipodenvermehrung liegt bei *Sparganium* ein endospermaler Basalapparat vor, und der genannte Unterschied im Tapetumverhalten hat sich durch weitere Untersuchungen verringert. Im Grunde liegt auch bei *Sparganium* ein (allerdings spät entstehendes, daher „falsches") Periplasmodium vor.

Damit verringert sich der Abstand zwischen *Pandanales* und *Helobiae* ganz erheblich, während andererseits die Zweifel an der Zusammengehörigkeit der *Pandanales* s. l. beachtlich gewachsen sind. Für letztere Frage werden besonders künftige Infloreszenzuntersuchungen Erhebliches leisten, denn der Typ der *Sparganium*-Infloreszenz ist ein so hochgradig abgeleitetes, komplexes Gebilde, daß eine unabhängige parallele Entstehung ähnlich verzweigter Partialinfloreszenzen in anderen Verwandtschaftskreisen (Homoiologie) sehr unwahrscheinlich ist. Insbesondere für einen Vergleich mit der umstrittenen Infloreszenz von *Typha* liefert der Nachweis von Partialinfloreszenzen an den *Sparganium*-Köpfchen neue Ansatzpunkte.

Zusammenfassung

1. Der Gesamtbauplan von *Sparganium* entspricht dem eines sympodialen Rhizomgeophyten mit iterativer Innovation (Abb. 4).

2. Die weiblichen und die lateralen männlichen Köpfchen von *Sparganium* sind nicht einfach racemos gebaut, sondern es handelt sich um Dibotryen, und zwar Doppelköpfchen (= Dicephalien). Die terminalen männlichen Köpfchen sind dreifach racemose Strukturen (Tricephalien).

3. Der männliche Endabschnitt der Infloreszenz von *S. erectum* oberhalb der Seitenzweige und die entwickelte Gesamtinfloreszenz der unverzweigten Sparganien sind homoeothetische Tribotryen (Abb. 7 E) mit lateralen Doppelköpfchen und prinzipiell offenen Scheiteln an der Hauptachse und allen Verzweigungsgraden. Das oberste Seitenorgan jeder Achse kann fakultativ den Achsenscheitel aufbrauchen und so in pseudoterminale Stellung treten. Auf diese Weise kann bei der akropetalen Verarmung der Köpfchen das oberste Köpfchen aus nur e i n e r Partialinfloreszenz mit e i n e r Blüte, gebildet aus e i n e m Staubblatt, bestehen.

4. Sämtliche untersuchten unverzweigten Sparganien (*S. simplex, S. angustifolium, S. minimum* und *S. hyperboreum*) legen regelmäßig 1—2 Doppelköpfchen tragende Seitenzeige an, die fast stets in der Hemmungszone rudimentieren (ausnahmsweise entwickelt in Abb. 6).

5. Die verschiedenen Möglichkeiten der Infloreszenzgestaltung in der Gattung *Sparganium* werden zu Typen zusammengefaßt, charakterisiert und verglichen (Abb. 9). Als besonders ursprünglich kann der Typ von *S. americanum* gelten: Die Infloreszenz kann unverzweigt oder verzweigt sein; im letzteren Falle sind die Zweige wie der Abschnitt der Hauptachse über den Zweigen gestaltet. Die übrigen Typen werden hiervon abgeleitet.

6. In Fortführung Troll'scher Gedankengänge zur Infloreszenztypologie handelt es sich um eine zweifach verrumpfte, polytele Synfloreszenz (Rumpfsynfloreszenz 2. Grades), deren relative Hauptfloreszenz aus traubig bis ährig angeordneten Doppelköpfchen besteht (Abb. 8).

7. Die Auflösung des Blütenbauplans ist so weit fortgeschritten, daß typisierende Diagramme, wie sie bisher vorgelegt wurden, völlig unzutreffend sind (beachte die Variabilität in Abb. 2).

a) Die weiblichen Blüten haben in der Regel ein Tragblatt und 2—5, meist 3—4 Perigonblätter. Die Orientierung des (durch Pseudomonomerie ganz überwiegend einzelnen) Karpells zum Partialinfloreszenzscheitel ist nicht festgelegt; die Bevorzugung einer mehr oder weniger adaxialen Stellung ist statistisch erfaßbar (Abb. 1). Bisher wurde abgesehen von Čelakovský eine adaxiale Stellung in bezug auf den K ö p f c h e n scheitel angenommen; dies ist durch nichts gerechtfertigt. Das Tragblatt unterscheidet sich nicht prinzipiell von den Perigonblättern: Alle Unterschiede wie Größe, Innervation, zeitliche Differenz in der Entstehung und typischer Einsatz der Perigonstellung können schrittweise abgebaut werden. Im Extremfall der völligen Entdifferenzierung bleibt kein Kriterium, um zu entscheiden, ob ein Tragblatt oder ein ± abaxiales Perigonblatt vorliegt. Weibliche Blütenformel der rezenten Sparganien:

⊕ bis asymmetrisch P (1—)3—4(—6) G ((3→)1)

b) Auch die männlichen Blüten haben in der Regel ein Tragblatt. Die Perigonblätter und die äußeren Stamina stehen superponiert und entstehen als gepaarte Anlagen:

P 1—6, A 1—8, je nach Stellung in der Gesamtinfloreszenz

8. Aus der Mikrosporogenesis wird der Bau der Antherenwand und die sukzedane Tetradenentwicklung kurz beschrieben. Bemerkenswert ist die Mannigfaltigkeit der Tetradenformen. Eingehender wird das Tapetumverhalten beschrieben und diskutiert. Das zellulär-mehrkernige Sekretionstapetum (wohl erstmalig wurde für eine Monokotyledone ein achtkerniges Tapetum sicher nachgewiesen) dringt postmeiotisch erst amöboid, dann periplasmodial unter Degenerationserscheinungen zwischen die jungen Tetraden und schließlich die Mikrosporen (ein sogenanntes falsches Periplasmodium).

9. In der Megasporogenese liefert die subepidermale primäre Archesporzelle eine Deckzelle, die ebenso wie die benachbarten Epidermiszellen noch perikline und antikline Teilungen vornimmt, und eine lineare Tetrade, deren unterste Megaspore den Embryosack nach dem Polygonum-Typ aufbaut.

10. Entgegen den Untersuchungen von Campbell und Schürhoff liegt keine Antipodenvermehrung, sondern ein helobiales Endosperm vor. Die chalazale Kammer zeigt in ihrem Verhalten eine große Mannigfaltigkeit: Sie kann ein sechzehnkernig nukleäres Stadium durchlaufen oder schon im Vierkernstadium zellig sein, kann polyploide Kerne neben vorherrschend normalen bilden und umfaßt schließlich mehrere hundert ein- bis wenigkernige Zellen ohne Eiweißkristalle.

Résumé

1. L'organisation générale de *Sparganium* est celle d'un géophyte rhizomateux à innovations itératives (fig. 4).

2. Les capitules mâles et femelles de *Sparganium* ne sont pas des structures racémeuses simples, comme le disaient Goebel et Dietz, mais il s'agit d'inflorescences complexes. Les capitules femelles et les capitules mâles latéraux sont des «dicéphales» (capitules formés de racèmes de racèmes), les capitules mâles terminaux représentent des «tricéphales» (capitules trois fois racémeux, p. ex. le capitule mâle unique de *Sparganium minimum* est un racème de dicéphales).

3. La partie terminale (au-dessus des rameaux) de l'inflorescence de *S. erectum* et toute l'inflorescence développée des *Sparganium* non rameux constitue un tribotryum homéothétique (cf. fig. 7 E; terme de Troll 1964: 45) avec des dicéphales latéraux. En principe, tous les axes de l'inflorescence sont indéfinis. L'axe latéral le plus apical de chaque axe peut éventuellement épuiser le sommet de l'axe et prendre ainsi une position pseudoterminale. De la même manière, le capitule extrême de l'inflorescence peut consister en une seule inflorescence partielle avec une seule fleur formée d'une seule étamine.

4. Tous les *Sparganium* examinés à inflorescence non rameuse *(S. simplex, S. angustifolium, S. minimum* et *S. hyperboreum)* ébauchent constamment 1—2 rameaux portant des dicéphales, mais ceux-ci dégénèrent presque toujours (voir fig. 6, où ce rameau s'est exceptionnellement développé).

5. Dans la fig. 9, les différents types d'inflorescences chez *Sparganium* et leurs relations ont été schématisés. Comme type le plus archaïque on peut prendre celui de *S. americanum:* l'inflorescence peut y être rameuse ou non; si elle est rameuse, les rameaux répètent la construction de la partie terminale de l'axe principal. Les autres types peuvent être dérivés de ce type variable.

6. Du point de vue typologique (Troll surtout 1964), il s'agit d'une synflorescence polytèle et deux fois tronquée dont la florescence principale se compose de dicéphales disposés en épi ou plus ou moins en grappe (voir fig. 8).

7. La dégradation d'un plan floral est si avancée que l'établissement d'un diagramme ne semble plus valable (voir la variabilité dans la fig. 2).

a) Les fleurs femelles ont en général une bractée et 2 à 5 (le plus souvent 3 à 4) tépales (éléments d'un périanthe non différencié en corolle et calice). L'orientation du carpelle solitaire par rapport à l'axe de l'inflorescence élémentaire n'est pas fixée (cas exceptionnel parmi les Angiospermes monocarpellées); c'est seulement à l'aide de la statistique qu'on peut constater que le carpelle est préférentiellement en position adaxiale, c'est-à-dire que le cas où la partie dorsale du carpelle est plus ou moins nettement tournée vers le sommet de l'inflorescence élémentaire est à peu près deux fois plus fréquent que le cas inverse (dans la fig. 1, on trouve ainsi 16 fleurs contre 9 et 55 contre 20). Jusqu'à présent on parlait d'une position adaxiale du carpelle vis-à-vis du sommet du capitule, ce qui n'est pas justifié.

Il n'y a pas de différence absolue entre la bractée et les tépales: toutes les différences, savoir la taille, l'innervation et celles de la succession typique des éléments de l'enveloppe, peuvent être supprimés (fig. 3). Dans le cas extrême d'une dédifférenciation complète, il n'y a plus un seul caractère qui permette de distinguer si une fleur donnée dispose d'une bractée ou si cette pièce est un tépale plus ou moins abaxial.

Formule florale femelle des *Sparganium* actuels:

$$\oplus \text{ à asymétrique, P (1—)3—4(—6), G } \underline{((3\rightarrow)1)}$$

b) En général les fleurs mâles disposent également d'une bractée. Les tépales et les étamines extérieures sont superposés et ont des ébauches rapprochées en paires (Goebel 1911, p. 248—262: gepaarte Anlagen). Formule florale mâle: P 1—6, A 1—8 dont le nombre varie selon la place dans l'inflorescence.

8. En ce qui concerne la microsporogenèse, la paroi des sacs polliniques et le développement successif des grains de pollen sont brièvement décrits.

La variabilité des tétrades est assez remarquable (fig. 68). Le comportement du tapis est décrit et discuté en détail. Il s'agit d'abord d'un tapis sécréteur à plusieurs noyaux (pour la première fois semble-t-il, un tapis à huit noyaux

est ainsi décrit chez une Monocotylédone); après la méiose les cellules du tapis font amiboïdement protrusion parmi les jeunes tétrades et finissent — en montrant des phénomènes de dégénérescence — par se dissoudre en une sorte de périplasmodium qui pénètre finalement parmi les grains isolés (faux périplasmodium).

9. En ce qui concerne la mégasporogenèse l'archéspore primaire sous-épidermique se développe en une cellule de la calotte et une tétrade linéaire, dont la mégaspore inférieure se transforme en sac embryonnaire du type *Polygonum* (type normal). La cellule de la calotte ainsi que les cellules de l'épiderme avoisinant subissent encore quelques divisions périclines et anticlines.

10. Contrairement aux résultats de Campbell (1897, 1898 et 1899) et à la confirmation complète de Schürhoff (1921) une multiplication des antipodes n'a pas lieu. Il s'agit d'un endosperme hélobial. La chambre chalaziale montre une grande variabilité: elle peut passer par un stade nucléaire à 16 noyaux ou être déjà cellulaire au stade à 4 noyaux, elle peut montrer des noyaux polyploïdes à côté des noyaux normaux prédominants. Elle comporte finalement quelques centaines de cellules à un ou plusieurs noyaux.

Summary

1. The morphological plan of *Sparganium* is that of a sympodial rhizomatous geophyte with repeated innovation (fig. 4).

2. The male and female capitula of *Sparganium* are not a simple racemous structure (as suggested by Goebel and Dietz) but represent a compound inflorescence: the female and the lateral male heads are compound capitula which are twice racemous (dicephalia) while the terminal male heads are three-times racemous (tricephalia; e. g. the solitary male head of *S. minimum* is a raceme of fused dicephalia).

3. The terminal part (male above the branches) of the inflorescence of *S. erectum* and the fully developed part of the inflorescence of the unbranched species are homoeothetic tribotrya (cf. fig. 7 E; term of Troll 1964: 45) with lateral dicephalia. As a principle every axis of the inflorescence has an open apex, but the uppermost lateral organ of each axis may cover the apex and thus take a pseudoterminal position. In such a way the acropetal depauperization may result in an uppermost head consisting of a single partial inflorescence with a single flower composed of a single stamen.

4. All the unbranched species investigated *(S. simplex, S. angustifolium, S. minimum* and *S. hyperboreum)* produce 1—2 branches with lateral heads (dicephalia), which are nearly always stunted in the axils of the stem-leaves (fig. 6 shows a branch which is exceptionally well-developed).

5. Fig. 9 shows the different possibilities of inflorescence structure in the genus *Sparganium*. *Sparganium americanum* may be regarded as the most primitive type: the inflorescence may be branched or not; in the latter case the

branches repeat the structure of the main axis above the branches. The other types are regarded as being derived from this variable type.

6. In the sense of Troll's typology, the inflorescence of *Sparganium* is a twice truncate polytelic synflorescence, the main florescence of which is built up of racemously to spicately inserted double heads (fig. 8).

7. The antholysis (break down of a set floral plan) is so advanced, that standardizing diagrams are no longer of value (note the variability of fig. 2).

a) The female flowers have as a rule a bract and 2—5 (mostly 3—4) perianth-segments. The orientation of the usually single (pseudomonomeric!) carpel in relation to the apex of the racemous partial inflorescence is not fixed; it can only be stated by statistical means that a more or less adaxial position is more frequent (fig. 1). Until now an adaxial position with regard to the apex of the head has been erroneously suggested (with the exception of Čelakovský). — There is no fundamental difference between the bract and the perianth-segments: all differences, such as size, innervation and ontogenetic succession may be reduced step by step. In the extreme case of a total de-differentiation there is no criterion left by which the question might be settled, as to whether a certain scale is the bract or a more or less abaxial perianth member.

The formula of the female flower of recent *Sparganium* species runs:

radial to asymmetrical P (1—)3—4(—6) G ((3→)1)

b) The male flowers also have, in general, a bract. The perianth-segments and the outer stamens are superposed and originate as paired primordia (Goebel 1911, p. 248—262: gepaarte Anlagen).

Formula of the male flower: P 1—6, A 1—8 depending on their position in the inflorescence.

8. In microsporogenesis the development of the tapetum is described and discussed in detail. The cellular multinucleate secretion tapetum (an eight-nucleate tapetum is described for the first time in a monocotyledon) protrudes after the meiosis in between the young tetrads; in the beginning it is amoeboid (the cell walls persisting) and later, periplasmodial (accompanied by degeneration).

9. In megasporogenesis the single sub-epidermal archesporial cell gives rise to a primary tapetal cell, which divides further, and a linear tetrad, of which the undermost megaspore develops into the embryosac according to the *Polygonum*-type.

10. Contrary to the results of Campbell and Schürhoff no multiplication of antipodals takes place, but there is a helobial endosperm. The chalazal chamber shows an important variability: it may pass a nuclear stage with sixteen nuclei (fig. 86) or it may be already cellular at the four-nuclear stage (fig. 82); polyploid and normal nuclei may be found side by side (fig. 89). Finally the chalazal endosperm is represented by several hundreds of cells with one or several nuclei and without aleuron.

Literatur

Die Abkürzungen rechts neben einigen Literaturzitaten kennzeichnen Originalarbeiten über *Sparganium*. Diese Hinweise wurden in Angleichung an D. Müller-Doblies (1969) angebracht, um die dort nicht behandelte *Sparganium*-Literatur zu erfassen.

M = Morphologie; ME = Embryologie; MO = Ontogenie; MP = Palynologie; MZ = Zytologie; ÖB = Blütenökologie; Sy = Überlegungen zur Systematik.

§ = nicht eingesehene Literatur

Die hochgestellten Ziffern beim Erscheinungsort bzw. -jahr bezeichnen die Auflage

Alpers, F. (1905): Friedrich Ehrhart. — Leipzig.

Ascherson, P., & Graebner, P. (1897): Synopsis der mitteleuropäischen Flora **1**. Pandanales p. 268—293. Leipzig. M, Sy

Beal, E. O. (1960): *Sparganium* in the south eastern United States. — Brittonia **12:** 176—181.

Briggs, Barbara G., & Johnson, L. A. S. (1968): The status and relationships of the Australian species of *Typha*. — Contr. N. S. Wales Nat. Herbarium **4:** 57—69. M, MZ

Billings, F. H. (1904): A study of *Tillandsia usneoides*. — Bot. Gaz. **38:** 99—121.

Boehm, K. (1931): Embryologische Untersuchungen an Zingiberaceen. — Planta **14:** 411—440.

Brenner, W. (1922): Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen. — Acta Soc. Sci. Fennicae **50:** 1—37.

Brewbaker, J. L. (1967): The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. — Amer. J. Bot. **54:** 1069—1083. ME

Caldwell, O. W. (1899): On the life history of *Lemna minor*. — Bot. Gaz. **27:** 37—66.

Campbell, D. H. (1897): A morphological study of *Najas* and *Zannichellia*. — Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 3 Bot. **1:** 1—61. ME

— (1899 a): Notes on the structure of the embryo-sac in *Sparganium* and *Lysichiton*. — Bot. Gaz. **27:** 153—166. ME

— (1899 b): Studies on the flower and embryo of *Sparganium*. — Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 3. Bot. **1:** 293—328. ME

Carniel, K. (1952): Das Verhalten der Kerne im Tapetum der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung von Endomitosen und sogenannten Endomitosen. — Österr. Bot. Z. **99:** 318—362.

— (1963): Das Antherentapetum. Ein kritischer Überblick. — Österr. Bot. Z. **110:** 145—176.

Čelakovský, L. (1885): Ueber die Infloreszenz von *Typha*. — Flora **68:** = NF **43:** 617—630. M, Sy

Clapham, A. R., Tutin, T. G., & Warburg, E. F. (1962): Flora of the British Isles. — Cambridge[2].

Clausen, P. (1927): Über das Verhalten des Antherentapetums bei einigen Monokotylen und Ranales. — Bot. Arch. **18:** 1—27. ME

Clausen, R. T. (1937): A new variety of *Sparganium americanum*. — Rhodora **39:** 188—190. M

Cook, C. D. K. (1961): *Sparganium* in Britain. — Watsonia **5:** 1—10. M

— (1962): *Sparganium erectum* L. — J. Ecol. **50:** 247—255. M

Cronquist, A. (1965): The status of the general system of classification of flowering plants. — Ann. Missouri Bot. Gard. **52:** 281—303.

— (1968): The evolution and classification of flowering plants. — London & Edinburgh. Sy

Dietz, S. (1886): Die Blüthen- und Fruchtentwickelung bei den Gattungen *Typha* und *Sparganium*. Vorläufige Mitt. — Bot. Cbl. **28:** 26—30, 56—60. MOE, Sy
— (1887): Ueber die Entwickelung der Blüthe und Frucht von *Sparganium* Tourn. und *Typha* Tourn. — Bibl. Bot. **5:** 1—59. MOE, Sy
Eckardt, Th. (1937): Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. — Nova Acta Leopold. **5:** 3—112. M
— (1964 a): Zum Blütenbau der Angiospermen in Zusammenhang mit ihrer Systematik. — Ber. Dt. Bot. Ges. **76:** (38)—(49). ME
— (1964 b): Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. — Phytomorphology **14:** 79—92.
— (1964 c): Pandanales. In: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien **2:** 598—602. — Berlin.
Eichler, A. W. (1875): Blüthendiagramme I. — Leipzig. M
Elfving, F. (1879): Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. — Jenaische Z. Med. Naturwiss. **13:** 1—28. MP
Emberger, L. (1968): Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. — Paris.
Engelmann (1867): In: A. Gray: Manual of Botany, ed. 5. — New York. M
Engler, A. (1875): Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung bei den Metaspermen. — Jb. wiss. Bot. **10:** 275—316.
— (1886): Ueber die Familie der Typhaceae. — Bot. Cbl. **25:** 127. M, Sy
— (1887 a): Litteraturbericht. — Bot. Jb. **8:** Lit.-Ber. 155—158. M, Sy
— (1887 b): Typhaceae. — Natürliche Pflanzenfamilien **2** (**1**): 183—186 M, Sy
— (1887 c—1889): Sparganiaceae. — Natürliche Pflanzenfamilien **2** (**1**)**:** 192—193
Fagerlind, F. (1940): Stempelbau und Embryosackentwicklung bei einigen Pandanazeen. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **49:** 55—78.
Fernald, M. L. (1922): Notes on *Sparganium*. — Rhodora **24:** 26—34. M
— (1950): Gray's Manual of Botany. — Now York[8]. M
Fernald, M. L., & Eames, A. J. (1907): Preliminary lists of New England plants, XX Sparganiaceae. — Rhodora **9:** 86—90. M
Froebe, H. A. (1964): Die Blütenstände der Saniculoideen (Umbelliferae). — Beitr. Biol. Pflanzen **40:** 325—388.
Ganguly, Bidyut (1959): Studies in morphology, embryology, cytology of Pandanales. — Diss. Calcutta. MOEZ, Sy
Glück, H. (1924): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 4. Teil: Untergetauchte und Schwimmblattflora. — Jena. M
— (1938): Über das Vorkommen des arktischen *Sparganium hyperboreum* in der zentraleuropäischen Alpenkette. — Bot. Jb. **69:** 220—251. M
Goebel, K. (1880): Zur Embryologie der Archegoniaten. — Arb. Bot. Inst. Würzburg **2:** 437—451. MP
— (1882): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. III. Ueber die Anordnung der Stamina in einigen Blüthen. — Bot. Ztg. **40:** 403—407. MO
— (1911): Morphologische und biologische Bemerkungen. 19. Über gepaarte Blattanlagen. — Flora **103:** 248—262.
— (1928): Organographie der Pflanzen I. — Jena[3].
— (1931): Blütenbildung und Sproßgestaltung (Ergänzungsband zur Organographie). — Jena.
— (1932—1933): Organographie der Pflanzen III. — Jena[3].
Graebner, P. (1900 a): Typhaceae. — Pflanzenreich **2** (IV. 8): 1—18, Leipzig. M, Sy
— (1900 b): Sparganiaceae. — Pflanzenreich **2** (IV. 10): 1—26, Leipzig. M, Sy

Haccius, Barbara, & Lakshmanan, K. K. (1966): Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledo und Sproßscheitel bei *Pistia stratiotes* und *Lemna gibba*, ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminalen Blattorgane. — Beitr. Biol. Pflanzen **42:** 425—443.

Hamann, U. (1958): Morphologische und histogenetische Studien an *Veronica*-Arten. I. Zur Morphologie der Blütenstände im Hinblick auf einen allgemeinen Infloreszenzbegriff. — Bot. Jb. **78:** 69—118.

— (1962): Beitrag zur Embryologie der Centrolepidaceae mit Bemerkungen über den Bau der Blüten und Blütenstände und die systematische Stellung der Familie. — Ber. Dt. Bot. Ges. **75:** 153—171.

— (1966): Embryologische, morphologisch-anatomische und systematische Untersuchungen an Philydraceen. — Willdenowia Beih. **4:** 1—178.

Hegelmaier, F. (1885): Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. — Nova Acta Leopold. **49.**

Hegi, G. (1906): Illustrierte Flora von Mitteleuropa **1.** — München[1].

Heslop-Harrison, J. (1964): New concepts in flowering-plant taxonomy. — London.

Holmberg, O. R. (1922): Anteckningar till nya Skandinaviska Floran II. — Bot. Not. **1922:** 203—209.

Hudson, W. (1778): Flora anglica **2:** 401. — London[2].

Hutchinson, J. (1934): The families of flowering plants. II. Monocotyledons. — Oxford. Sy

— (1959)[2].

Johansen, D. A. (1940): Plant microtechnique. — New York, London.

Jussieu, A. L. de (1789): Genera plantarum. — Paris, reprint 1964. Sy

Juzepczuk, S. V. (1934): Sparganiaceae. In: Komarov, V. L., Flora URSS (Flora Unionis republicarum sovieticarum socialisticarum). — Leningrad (siehe auch Komarov). Sy

Kirchheimer, F. (1957): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. — Halle.

Komarov, V. L. (ed.) (1968): Flora of the U. S. S. R. (translated from Russian). — Jerusalem.

Lakshmanan, K. K. (1967): Embryological studies in the Bromeliaceae. I. Lindmannia penduliflora (C. H. Wright) Stapf. — Proc. Indian Acad. Sci. **65:** 49—55.

Lindley, J. (1833): Nixus plantarum. — London. Sy

§ Linnaeus, C. (1738): Fragmenta methodi naturalis. — In: Classes plantarum.

— (1743): idem, als Anhang zu Genera plantarum, ed. 3 („2"), Paris.

— (1764): idem unter dem Titel: Ordines naturales, als Anhang zu: Genera plantarum, ed. 6, Leiden.

— (1959): idem, als Anhang zu Species plantarum **2,** Faksimile, London. Sy

Maheshwari, P. (1950): An introduction to the embryology of Angiosperms. — New York, Toronto, London.

Marktanner-Turneretscher, G. (1885): Ausgewählte Blüthen-Diagramme der europäischen Flora. — Wien.

Müller-Doblies, D. (1969): Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau. — Bot. Jb. **89** (im Druck). MO, ÖB, Sy

Palm, B. (1915): Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — Diss. Stockholm.

Parkin, J. (1957): The unisexual flower again. — A criticism. — Phytomorphology **7:** 7—9.

Rauh, W., & Reznik, H. (1953): Histogenetische Untersuchungen an Blüten und Infloreszenzachsen. — Beitr. Biol. Pflanzen **29:** 233—296 (Echinops p. 273 ff.).

Remane, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — Leipzig[2].

Rothert, W. (1910): Übersicht der Sparganien des Russischen Reiches (zugleich Europas). — Acta Horti Bot. Univ. Jurjevensis **11:** 11—32. M, Sy

— (1913): Sparganiaceae. In: Fedtschenko, B. A., Flora des asiatischen Rußland. — Petersburg (russ.).

Schaffner, J. H. (1897): The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. — Bot. Gaz. **24:** 93—102. MOE

Schnarf, K. (1923): Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. IV. Über das Verhalten des Antherentapetums einiger Pflanzen. — Österr. Bot. Z. **72:** 242—245.

— (1929): Embryologie der Angiospermen. — Handbuch der Pflanzenanatomie. **X/2.** — Berlin.

— (1931): Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin.

Schnizlein, A. (1845): Die natuerliche Pflanzen-Familie der Typhaceen mit besonderer Ruecksicht auf die deutschen Arten. — Nördlingen. M, Sy

Schoenebeck, B. (1924): Die Antipodenentwicklung der Typhaceen. — Ber. Dt. Bot. Ges. **42:** 296—299. ME

Schultz, C. H. (1832): Natürliches System des Pflanzenreichs nach seiner inneren Organisation, nebst einer vergleichenden Darstellung der wichtigsten aller früheren künstlichen und natürlichen Pflanzensysteme. — Berlin.

Schürhoff, P. N. (1921): Die Antipodenvermehrung der Sparganiaceae. — Ber. Dt. Bot. Ges. **38** (1920): 346—349. ME

Sporne, K. (1949): A new approach to the problem of the primitive flower. — New Phytol. **48:** 259—276.

Steffen, K., & Landmann, Waltraut (1957): Entwicklungsgeschichtliche und cytologische Untersuchungen am Balkentapetum von *Gentiana cruciata* L. und *Impatiens glandulifera* Royle. — Planta **50:** 423—460.

Suessenguth, K. (1919): Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. — Beih. Bot. Cbl. **38** (Abt. II, H. 1): 1—79.

Swamy, G. L., & Parameswaran, N. (1963): The helobial endosperm. — Biol. Rev. **38** (1962): 1—50.

§ Tabernaemontanus, J. Th. (1731): Neu vollkommen Kräuterbuch. — Offenbach.

— (1963) reprint München.

§ — (1588, 1. ed.).

Takhtajan, A. (1959): Die Evolution der Angiospermen. — Jena.

— (1966): Systema et phylogenia Magnoliophytorum. — Moskau (russ.).

Tischler, G. (1912): Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. — Jb. Wiss. Bot. **52:** 1—84.

— (1915): Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. — Jb. Wiss. Bot. **55:** 53—90. ME

Troll, W. (1928): Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. — Berlin.

— (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1, T. 1. — Berlin.

— (1953): Jahresbericht der Kommission für Biologische Forschung. — Jb. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz.

— (1957): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil 2. — Jena.

— (1961 a): *Cochliostema odoratissimum* Lem. Organisation und Lebensweise. — Beitr. Biol. Pflanzen **36:** 325—389.

— (1961 b): Jahresbericht der Kommission für Biologische Forschung. — Jb. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz.

— (1962): idem.

— (1963): idem.

— (1964): Die Infloreszenzen I. — Stuttgart.

Troll, W., & Heidenhain, Berta (1951): Beiträge zur Kenntnis racemöser Infloreszenzformen. — Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz Math.-nat. Kl.
Wettstein, R. (1935): Handbuch der Systematischen Botanik. — Leipzig und Wien[4].

Bei der Schriftleitung eingegangen am 4. Dezember 1968.

Anschrift der Verfasserin:
Ute Müller-Doblies, Berlin 41, Paulsenstraße 47 a.

Tafelerläuterungen

Tafel 6

Fig. 1. *Sparganium erectum*, weibliches Köpfchen (Doppelköpfchen) im Längsschnitt mit offenem Köpfchenscheitel und PI-Scheiteln.
Fig. 2. S. *simplex*, Zwitterköpfchen, basal laterale PI sind ♂, alle übrigen PI ♀.
Fig. 3. S. *erectum*, dimeres Pistill längs, beide Samenanlagen mit sekundärer Archesporzelle.
Fig. 4. S. *erectum*, pseudomonomeres Pistill längs.

Tafel 7

Kernverhältnisse im Antherentapetum von *Sparganium erectum*

Fig. 5. Pollenfach im Längsschnitt mit Pollentetraden (←) und mehrkernigen Tapetumzellen, darunter eine Tapetumzelle (Doppelpfeil) mit 4 Metaphaseplatten.
Fig. 6. Diese Tapetumzelle auf dem Wege zur Achtkernigkeit im Ausschnitt.
Fig. 7. Pollenfach im Längsschnitt mit achtkerniger Tapetumzelle.

Abb. 11—17. Junge, ungestreckte Infloreszenz mit Seitenzweigabfolge von *Sparganium erectum*.

11 Gesamtinfloreszenz. Die z. T. schon vorhandene Gliederung der Köpfchen in PI und Blüten wurde nicht berücksichtigt, cf. Text p. 388.
12—16 Seitenzweige aus Abb. 11.
12/1 unterster Sz von der abaxialen Seite.
12/2 unterster Sz von der adaxialen Seite. Die schon vorhandene leichte Gliederung an den unteren Köpfchen der Seitenzweige Abb. 14—16/1 ist in der Zeichnung nicht berücksichtigt.
13/1 2. Seitenzweig in Aufsicht; die Doppelköpfchen 1 u. 3 liegen im Schatten des Vorblattes und sind nicht zu erkennen.
13/2 adaxiale Seite des 2. Sz; das Vorblatt ist abpräpariert.
14—15 abaxiale Ansichten der Seitenzweige 3 und 4.
16/1 abaxiale Ansicht des (obersten) Sz 8.
16/2 Scheitel des Sz 8.
16/3 Diagramm des Sz 8.
17 Seitensproß 12 = 4. Doppelköpfchen an der Hauptachse, mit PI- und angedeuteter Blütengliederung.

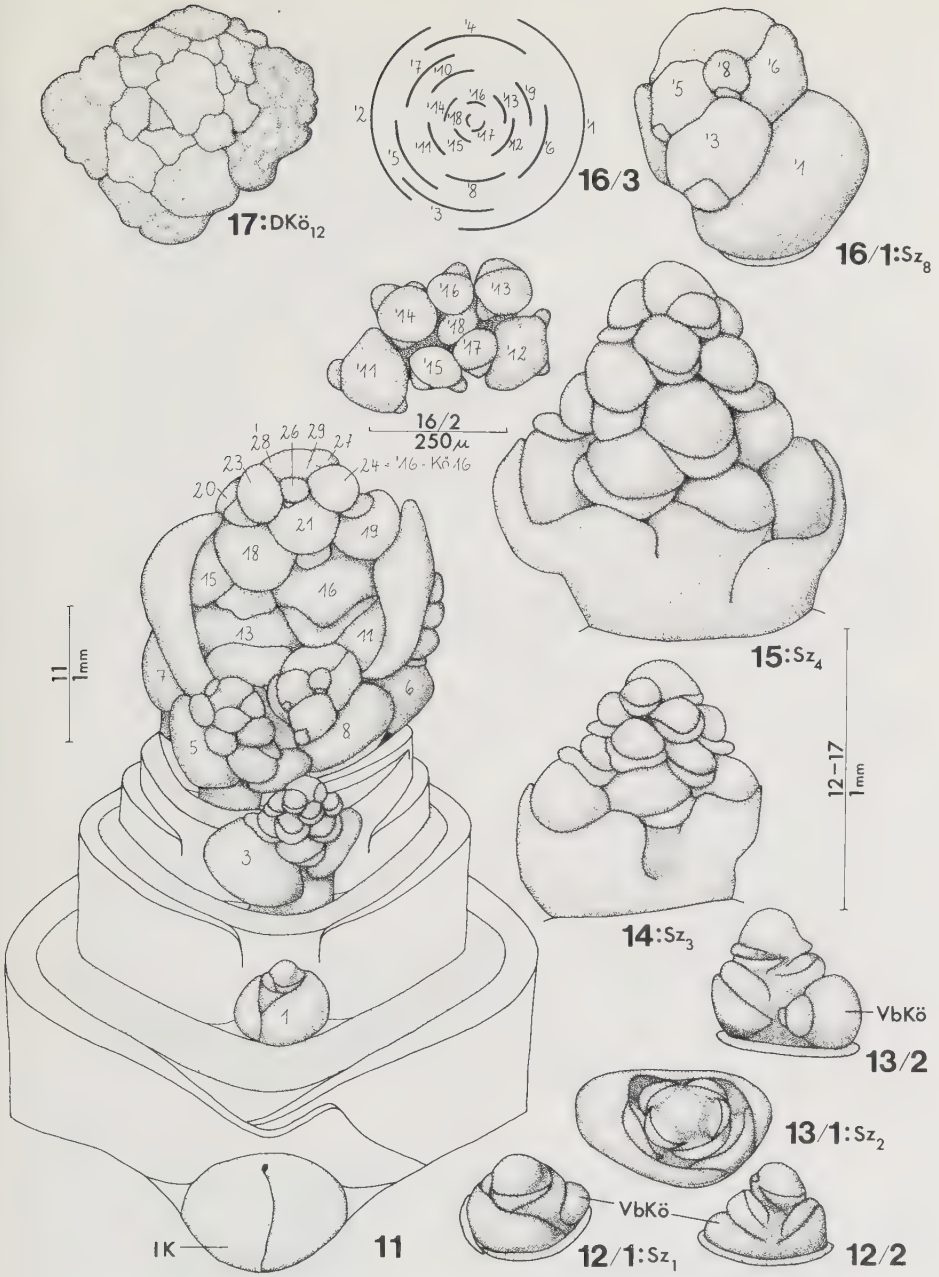


Abb. 11—17. Junge, ungestreckte Infloreszenz mit Seitenzweigabfolge von *Sparganium erectum* (Legende s. gegenüber).

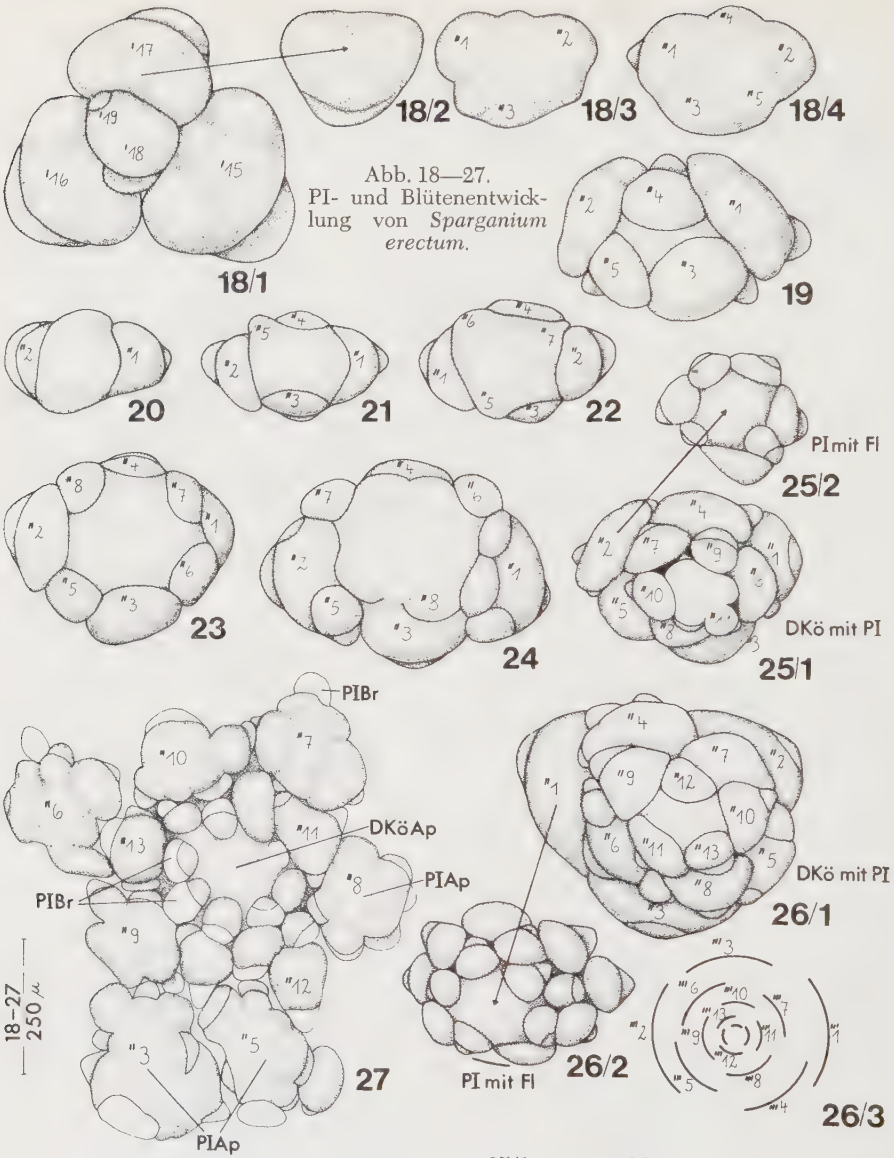


Abb. 18—27.
PI- und Blütenentwicklung von *Sparganium erectum*.

18/1 Scheitel eines Sz mit den DKö 15—19.

18/2—4 die Köpfchen 17—15 aus Abb. 18/1.

19 Köpfchen 12 desselben Seitenzweiges mit fast abgeschlossener Ausgliederung der PI.

20—24 Aufeinander folgende Köpfchen eines Seitenzweiges; im Unterschied zu Abb. 18/2—4 kann jedes Köpfchen noch eine größere Zahl von PI ausgliedern.

25/1 10. Köpfchen eines älteren, untersten (später verkümmernden) Seitenzweiges.

25/2 basal laterale PI_2 mit Blütenhöckern.

26/1 7. Köpfchen desselben Zweiges mit 13 PI.

26/2 basal laterale PI_1 mit Blütenhöckern.

26/3 Diagramm dieser PI.

27 oberer Abschnitt eines normalen männlichen Köpfchens (die basalen PI 1, 2 und 4 sind fortgelassen).

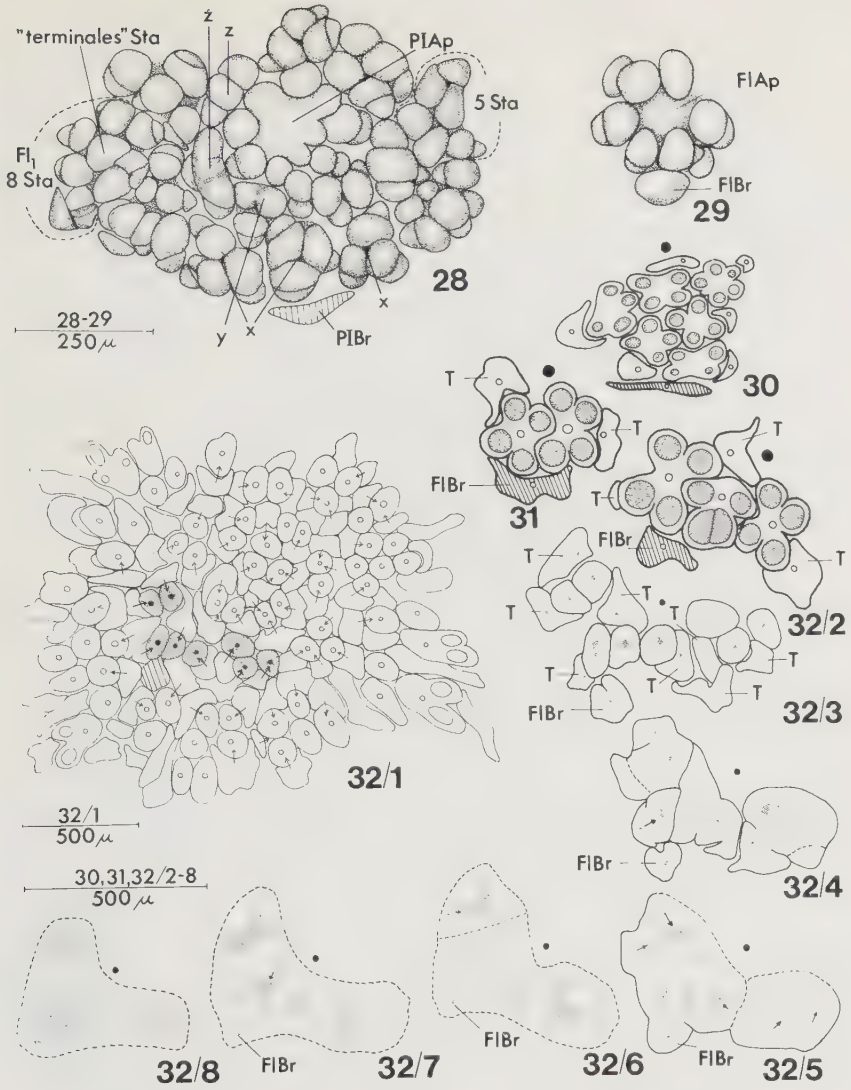


Abb. 28—32. Blütenentwicklung und Blattpaarung bei *Sparganium erectum*.

28 basal laterale PI eines männlichen Köpfchens (2. Köpfchen des 4. Sz).

29 basal laterale Blüte einer basalen PI zeigt sechs Stamina und einen offenen Blütenscheitel.

30 Querschnitt einer sechszähligen Blüte mit gepaarten Tepalen und Blütentragblatt.

31 Querschnitt einer entsprechenden dimeren Blüte.

32/1 Querschnitt eines männlichen Köpfchens in der Filamentregion.

32/2 die mittlere der 3 punktierten Blüten in der Antherenregion geschnitten.

32/3—8 Der Leitbündelverlauf der Blüten mit punktierten Filamenten in absteigenden Querschnitten zeigt Blattpaarung.

Abb. 33. Aufbau eines männlichen Köpfchens.

Abb. 34. Zwitterblüte
(Legenden s. gegenüber).

Abb. 33. Aufbau eines männlichen Köpfchens in möglichst flächentreuer Darstellung *(S. erectum)*. Drei basale PI (zwei laterale und eine abaxiale PI) sind fortgelassen; PI-Tragblätter sind numeriert und schraffiert, PI-Umgrenzung durchgezogen, PI- und Doppelköpfchenscheitel flächig punktiert, Blütentragblätter und Tepalen gestrichelt umrandet, Stamina mit Punkten umrandet. Wenn mehrere Stamina zu einer Blüte gehören, sind sie durch einen Strich verbunden, was nur an den unteren PI vorkommt. Pseudoterminale Blütenhöcker (= Staminalhöcker) mit x markiert.

Abb. 34. Zwitterblüte aus einem weiblichen Köpfchen von *S. erectum*. Als weitere Bildungsabweichungen fanden sich in diesem Köpfchen Intersexgestaltungen (cf. D. Müller-Doblies 1969, Abb. 216—220).

Abb. 35—36 Hauptscheitel zweier Infloreszenzen von *S. erectum*; im Unterschied zu Abb. 35/2 ist in 36/1 die Organausgliederung mit Sicherheit abgeschlossen.

Für Abb. 35/2 werden dieselben Signaturen wie für Abb. 33/1 verwendet (33 ist das 4. Doppelköpfchen der vorliegenden Hauptachse). In Abweichung sind die drei obersten Köpfchen 19—21 plastisch gezeichnet und bei Köpfchen 14 alle Organe umrandet; die im Text erwähnten PI dieses Köpfchens sind plastisch angelegt. Zur Abgrenzung der Köpfchen sind die PI-Tragblätter abwechselnd punktiert und ausgezogen schraffiert. Ein ausgefallenes Köpfchen-Tragblatt ist durch unterbrochene Striche angedeutet, abgeschnittene Köpfchen-Tragblätter sind durch dicke ausgezogene Linien markiert.

35/1 Übersicht über die Köpfchen am Hauptscheitel.

35/3 Diagramm der Infloreszenzhauptachse; die wahre Breite des Blattansatzes der Seitenzweigtragblätter (Sz 1—8) und der Köpfchentragblätter (Kö 1—21) ist nicht berücksichtigt.

36/1 Bei diesem etwas älteren Hauptscheitel wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit die Köpfchentragblätter '18, '19, '20 sowie die meisten PI-Tragblätter bis auf die schraffierten Stümpfe entfernt.

36/2 Diagramm der drei obersten Köpfchen des Hauptscheitels.

Abb. 37 Scheitel eines Seitenzweiges von *S. erectum*.

Abb. 38 lateral basale PI eines weiblichen Köpfchens, Scheitel mit einem Blütenrudiment, welches durch sein Tragblatt noch als subterminal zu erkennen ist.

39 Scheitelregion einer ähnlich großen PI mit Blütenrudimenten.

40 Scheitel einer basalen PI mit einem trompetenartig vergeilten pseudoterminalen Karpellrudiment.

41 basale PI mit ähnlichem Rudiment am Scheitel.

Abb. 42—44 Rudimente an älteren Scheiteln (Narben der abpräparierten Blüten schraffiert).

42 wahrscheinlich Köpfchenscheitel von *S. erectum*.

43 Scheitel der etwa 5. PI *(S. erectum)*.

44 basal adaxialer PI-Scheitel von *S. simplex*.

Erläuterung zu Abb. 36/2

- Doppelköpfchentragblätter
- PI-Tragblätter
- Blütentragblätter
- Scheitel der Infloreszenzhauptachse, erkennbar offen
- \+ Köpfchenscheitel, nicht von pseudoterminalen Organen verbraucht
- → leichte Verschiebung aus der idealen Stellung
- Staubblatt, das den Doppelköpfchenscheitel verbraucht
- Staubblatt, das den PI-Scheitel verbraucht
- ○ Staubblatt, das den Blütenscheitel verbraucht

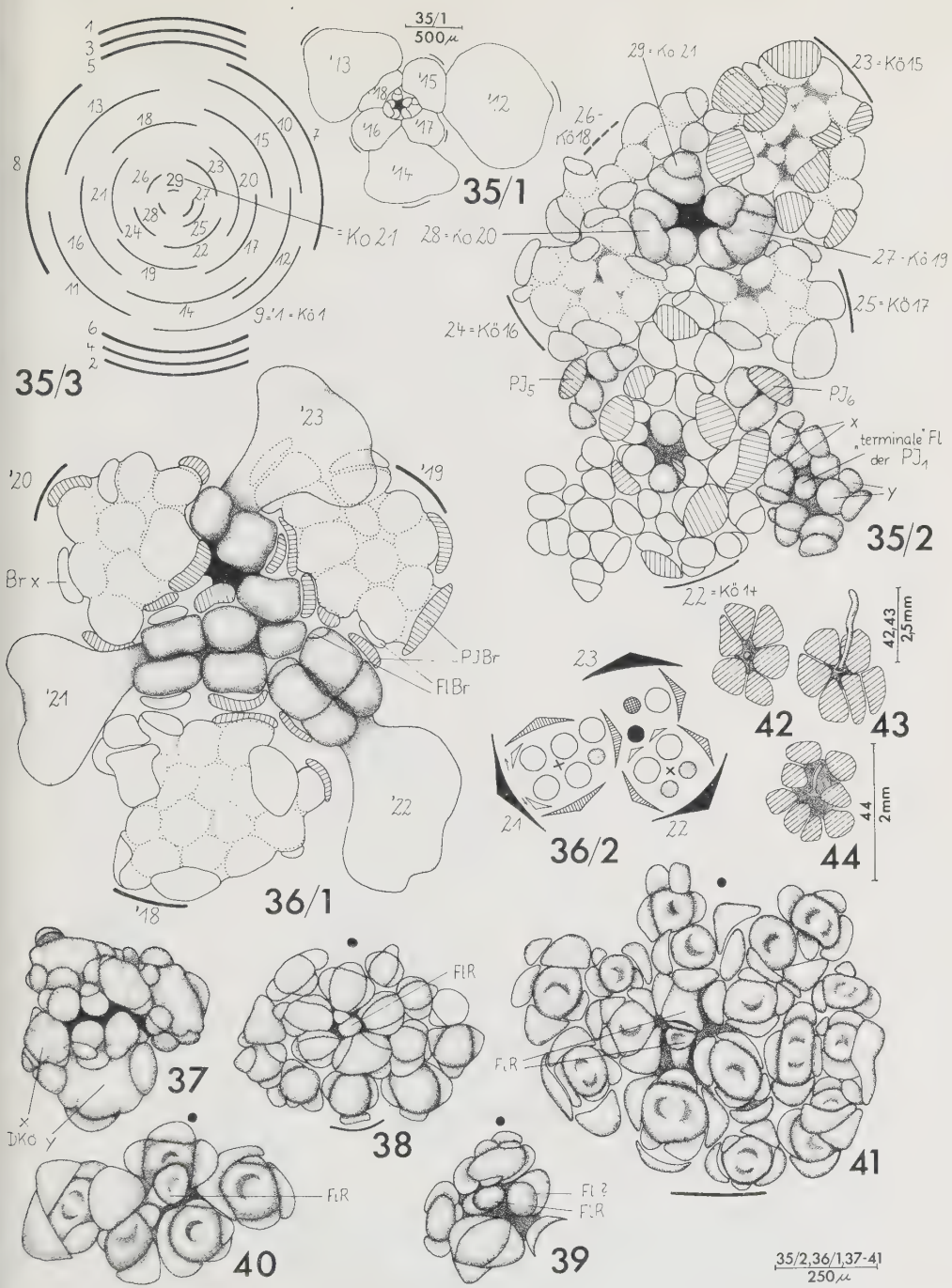


Abb. 35—44. Scheitelgestaltungen bei *Sparganium* (Legenden s. gegenüber).

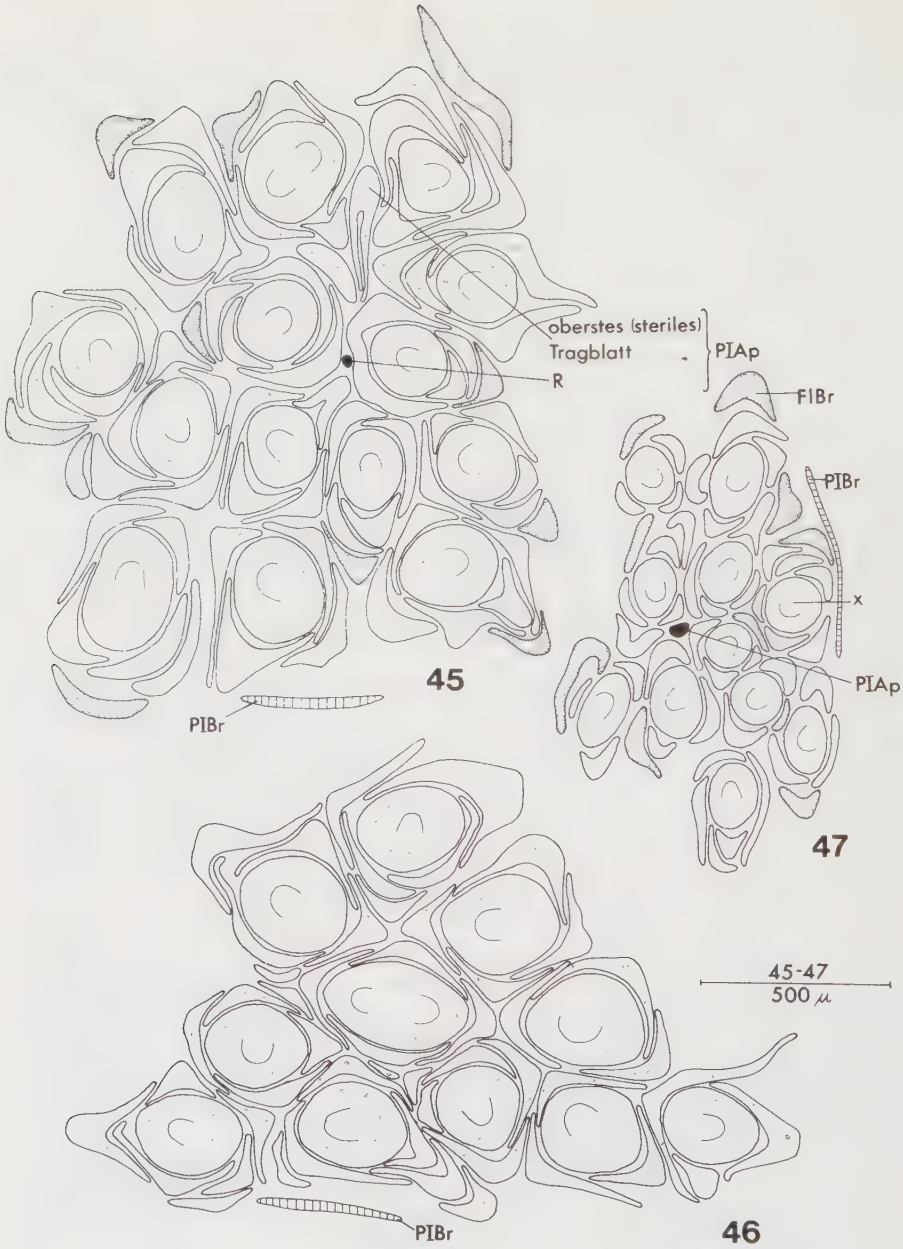


Abb. 45—47. ♀ Köpfchentangentialschnitte mit PI-Zentrum.

45 Querschnitt einer basalen PI mit einem Scheitelrudiment (cf. Abb. 43 u. 44), Blütentragblätter grau getönt *(S. erectum)*.

46 basale PI ohne erkennbaren Scheitel *(S. erectum)*.

47 basale PI von *S. simplex* mit Scheitelrudiment.

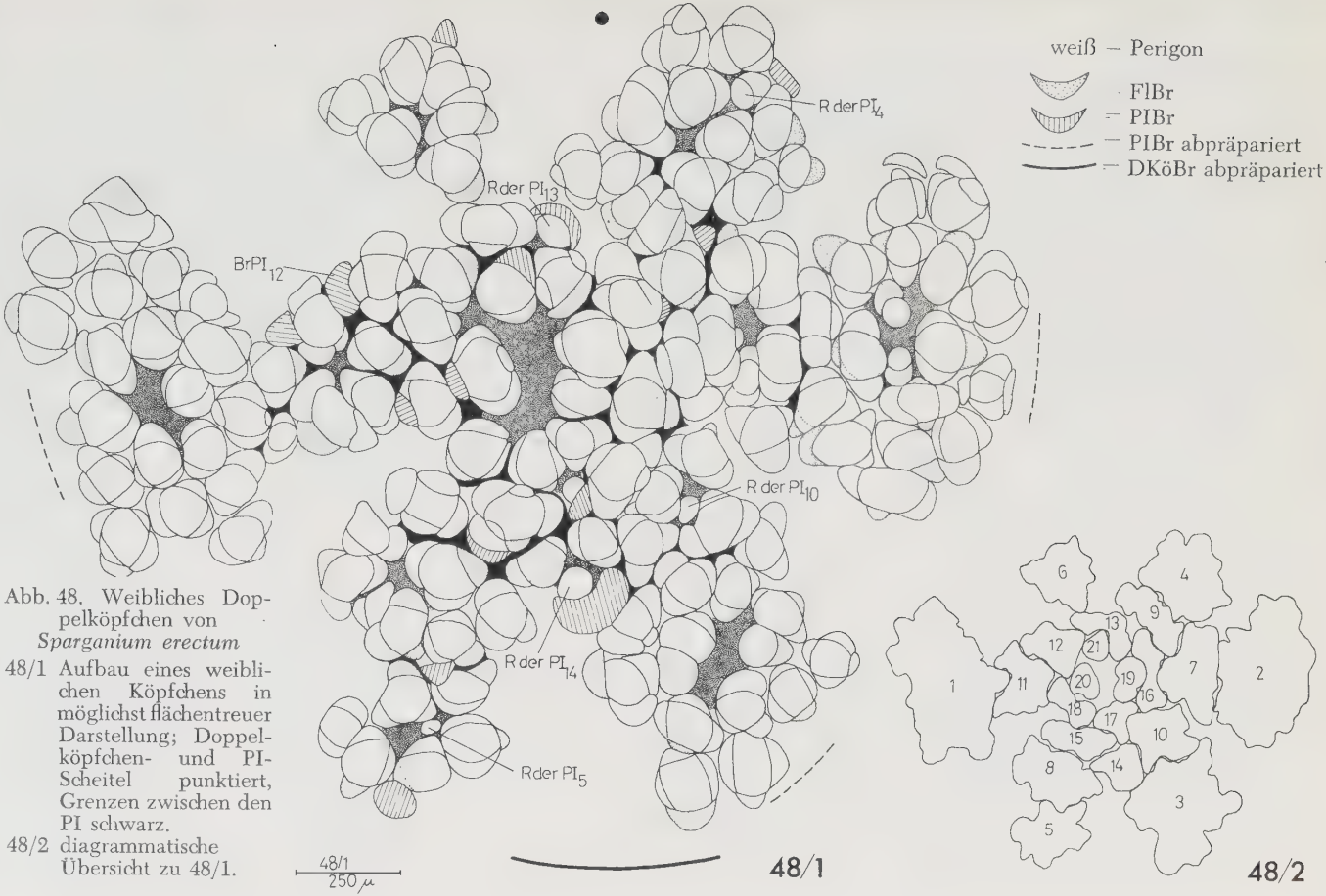


Abb. 48. Weibliches Doppelköpfchen von *Sparganium erectum*

48/1 Aufbau eines weiblichen Köpfchens in möglichst flächentreuer Darstellung; Doppelköpfchen- und PI-Scheitel punktiert, Grenzen zwischen den PI schwarz.

48/2 diagrammatische Übersicht zu 48/1.

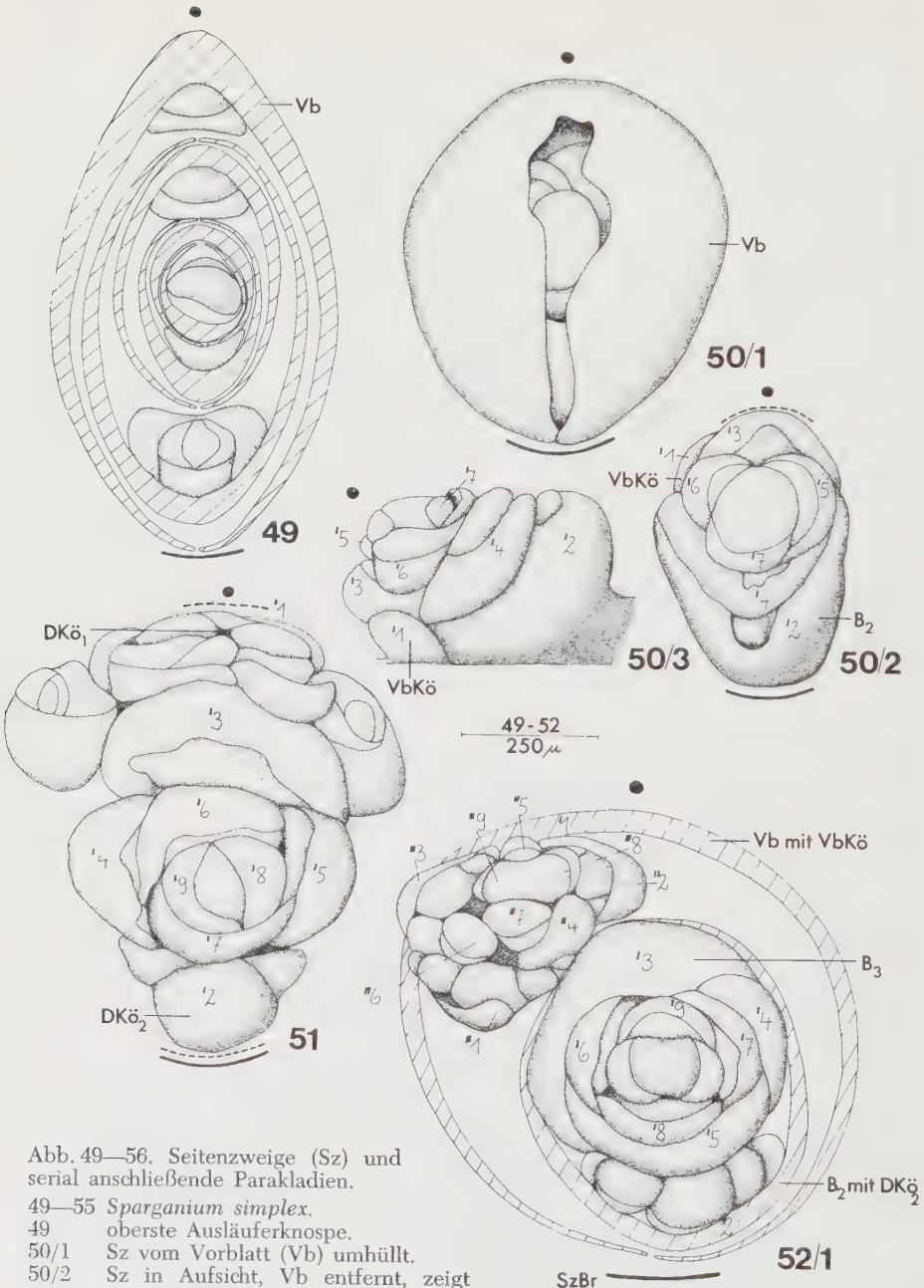
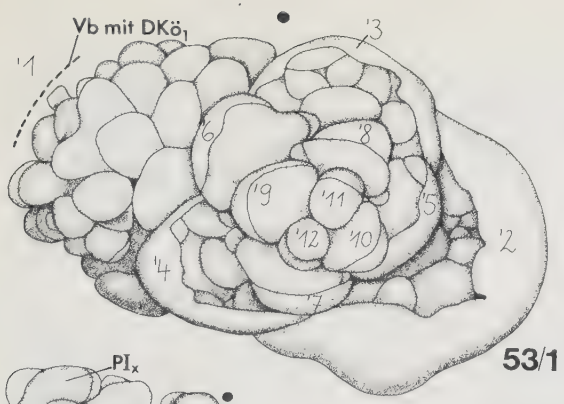
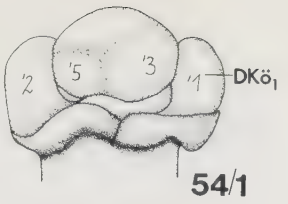
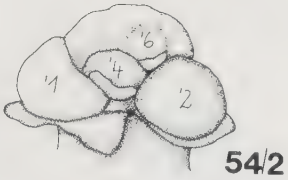


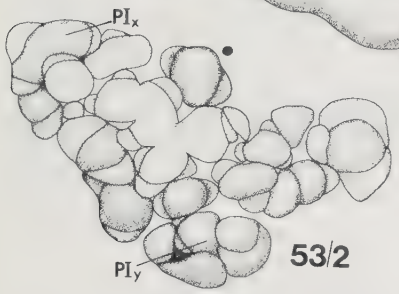
Abb. 49—56. Seitenzweige (Sz) und serial anschließende Parakladien.

49—55 *Sparganium simplex.*
49 oberste Ausläuferknospe.
50/1 Sz vom Vorblatt (Vb) umhüllt.
50/2 Sz in Aufsicht, Vb entfernt, zeigt mehrere Köpfchen.
50/3 in Seitenansicht wird das relativ kleine Vb-Köpfchen ('1) sichtbar.
51—52 etwas ältere Sz-Anlagen von schon blühenden Pflanzen.



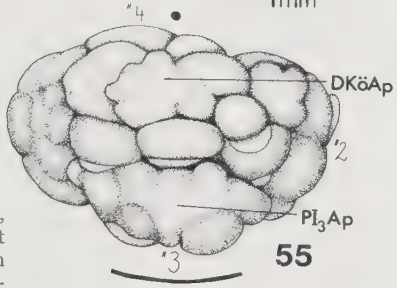






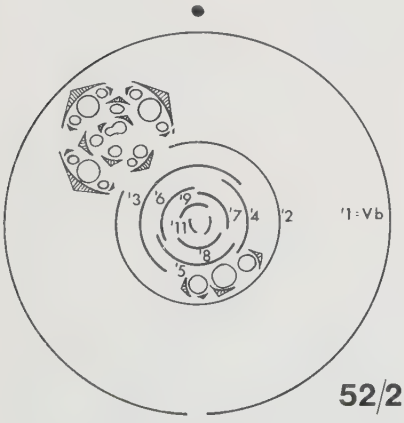
53,55
250 µ

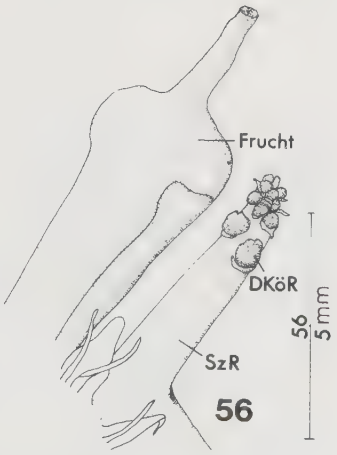
54
1mm



53/1 Seitenzweig mit aufgebrauchtem Scheitel, es sind 12 Doppelköpfchen ausgegliedert worden. Das Vorblattköpfchen ist seitlich verschoben und selbst schon wieder gegliedert.

53/2 erstes und größtes Doppelköpfchen = Vorblattköpfchen zeigt in Blüten gegliederte PI.



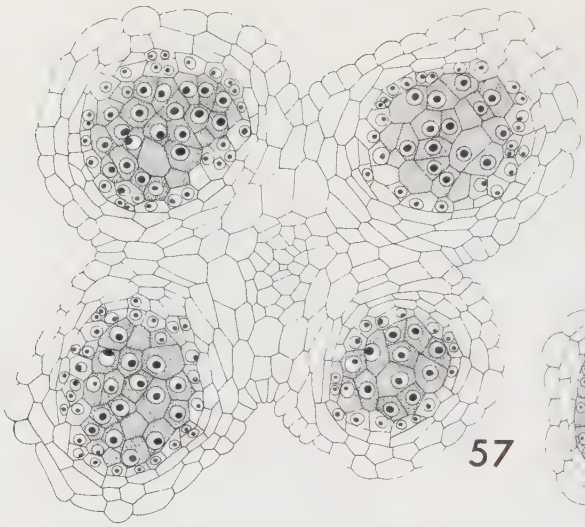


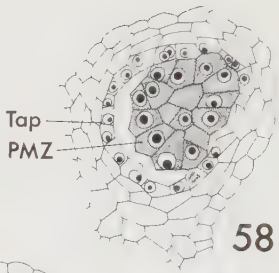
54 ausnahmsweise voll entwickelter kurz vor der Blüte stehender Seitenzweig, mit etwa 10 Doppelköpfchen, von denen hier aber nur 6, nämlich jene, die sich eindeutig begrenzen ließen, eingezeichnet sind. Die Gliederung der Köpfchen ist nicht berücksichtigt.

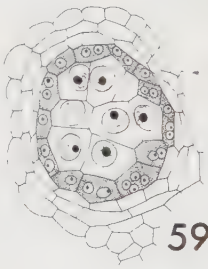
54/1 abaxiale Ansicht, 54/2 adaxiale Ansicht.

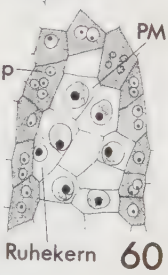
55 ♀ Doppelköpfchen mit offenen Köpfchen- und PI-Scheiteln zum Vergleich mit den Sz.

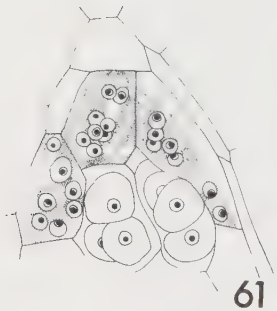
56 unterster entwickelter Seitenzweig von *S. erectum*, zwischen den Früchten des einzigen ♀ Köpfchens versteckt der rudimentierte Seitenzweigrest.

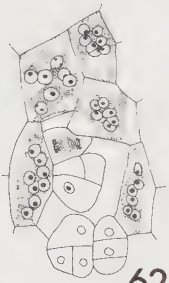


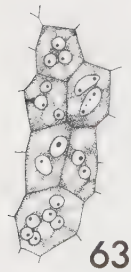


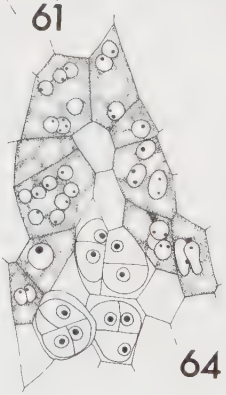












57-65
50 µ

Abb. 57—69. Mikrosporogenesis *S. simplex* (57), *S. erectum* (58—63, 66—69) *S. minimum* (64—65)

57 Stamen quer kurz vor der Meiose, Tapetum weitgehend schon 2kernig, PMZ mit Ruhekernen

58 gleiches Stadium wie 57

59—60 Quer- und Längsschnitt, Prophase der Meiosis I, Tapetumzellen z. T. schon 4kernig.

61—63 8kerniges Tapetum in Längsschnitten

61 im frühen Tetradenstadium

62 am Ende der Meiosis II

63 Lokulusanschnitt zeigt Größenunterschiede der Kerne

64 Längsschnitt mit unterschiedlichen Kerngrößen, 1 Kern fast hantelförmig

65 Querschnitt eines Lokulus

66 die Tapetumzellen beginnen sich amöboid in das Pollenfachlumen vorzuschieben.

67 Periplasmodialstadium bei beginnendem Tetradenzerfall

68 Mannigfaltigkeit der Tetradenanordnung, 68/1 linear, 68/2 T-förmig

68/3 Wände der 2. Teilung schräggestellt, 68/4 dekussiert, 68/5 isobilateral

69 Pollenfach kurz vor der Pollenreife; Endothecium z. T. mehrschichtig, eine Epidermiszelle mit Verdickungsleisten

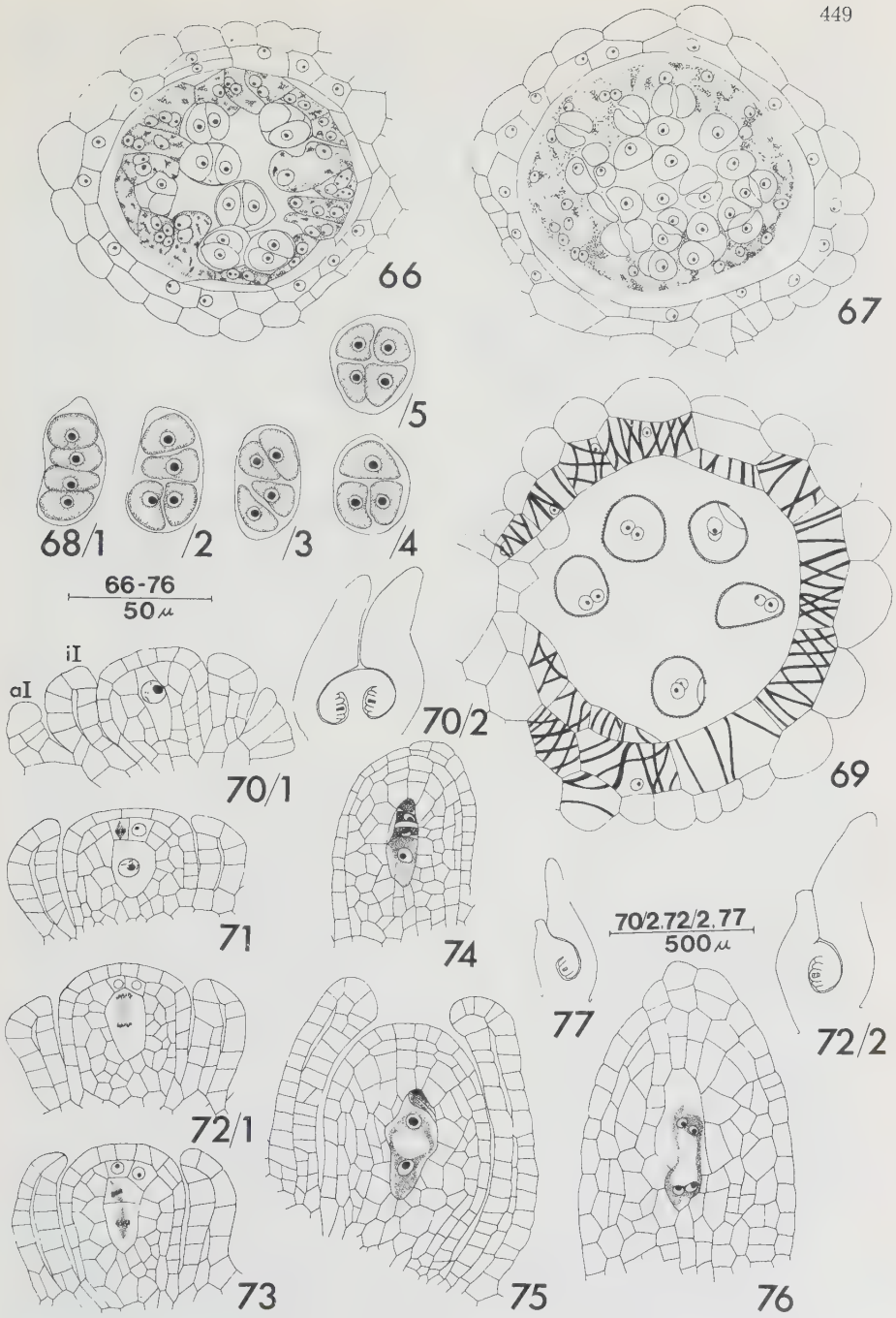
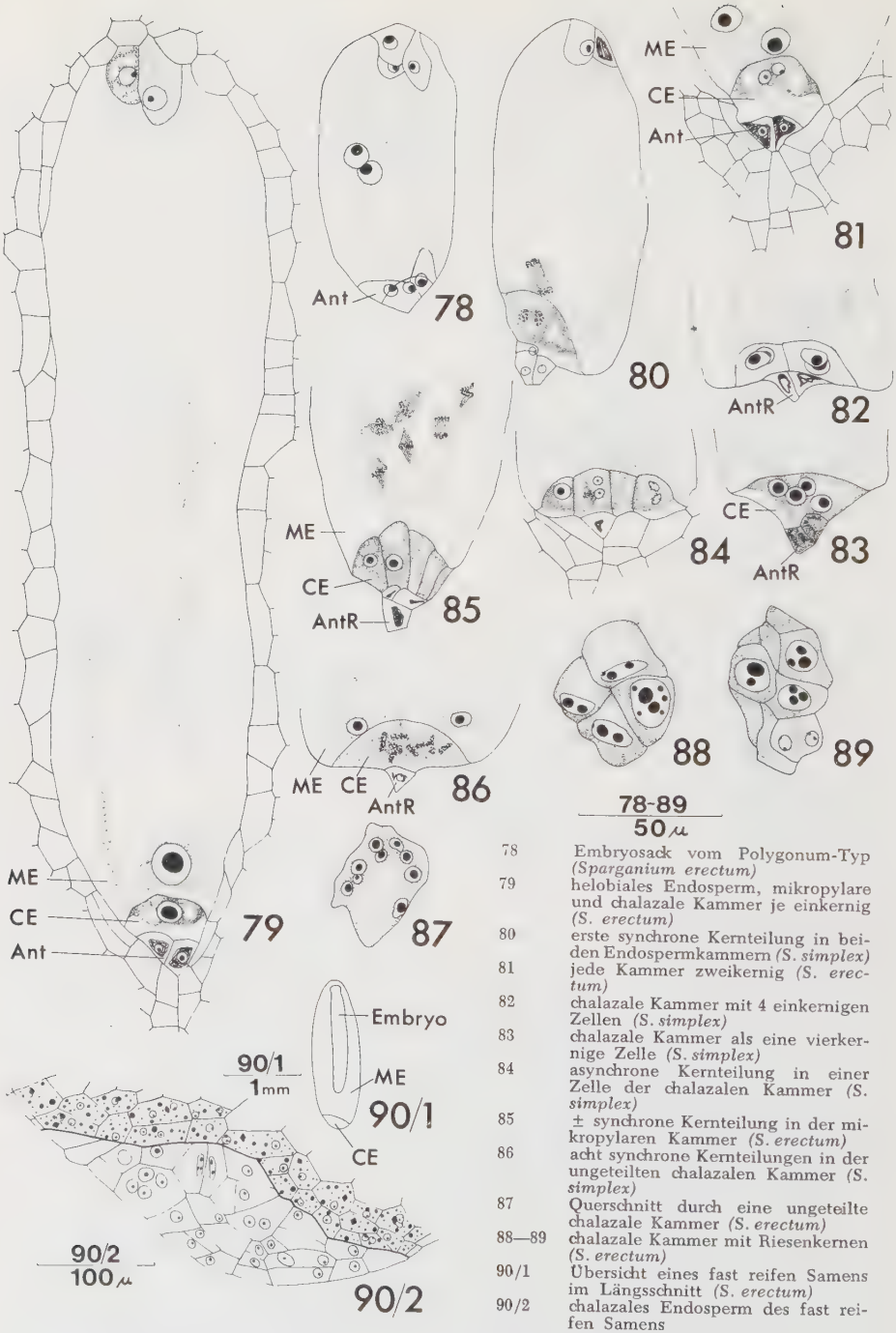


Abb. 70—76. Megasporogenesis von *Sparganium erectum* (Legende zu Abb. 66—69 gegenüber)

70/1 primäre Archesporzelle
70/2 dimeres Pistill längs, Übersicht zu 70/1
71 sekundäre AZ mit geteilter Deckzelle
72/1 Meiosis I
72/2 pseudomonomeres Pistill längs, Übersicht zu 72/1
73 Meiosis II
74 lineare Tetrade
75 zweikerniger Embryosack mit Tetradenresten
76 vierkerniger Embryosack
77 *S. simplex*, Pistill längs im Dyadenstadium wie 72/2, jedoch fehlt aI noch



78 Embryosack vom Polygonum-Typ *(Sparganium erectum)*

79 helobiales Endosperm, mikropylare und chalazale Kammer je einkernig *(S. erectum)*

80 erste synchrone Kernteilung in beiden Endospermkammern *(S. simplex)*

81 jede Kammer zweikernig *(S. erectum)*

82 chalazale Kammer mit 4 einkernigen Zellen *(S. simplex)*

83 chalazale Kammer als eine vierkernige Zelle *(S. simplex)*

84 asynchrone Kernteilung in einer Zelle der chalazalen Kammer *(S. simplex)*

85 ± synchrone Kernteilung in der mikropylaren Kammer *(S. erectum)*

86 acht synchrone Kernteilungen in der ungeteilten chalazalen Kammer *(S. simplex)*

87 Querschnitt durch eine ungeteilte chalazale Kammer *(S. erectum)*

88—89 chalazale Kammer mit Riesenkernen *(S. erectum)*

90/1 Übersicht eines fast reifen Samens im Längsschnitt *(S. erectum)*

90/2 chalazales Endosperm des fast reifen Samens

Abb. 78—90. Mannigfaltigkeit beim helobialen Endosperm

Fig. 1

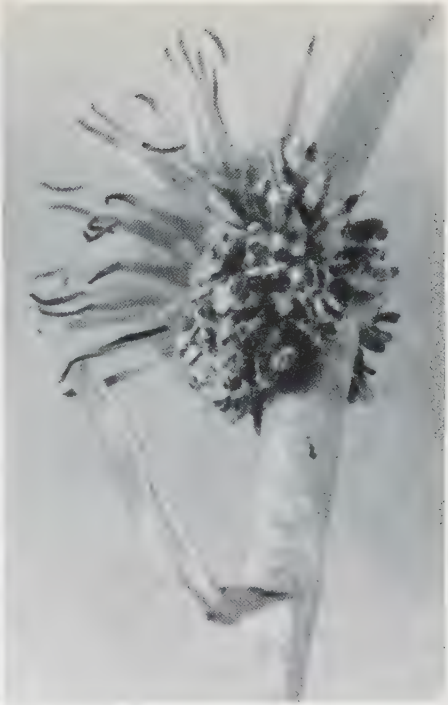


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

U. Müller-Doblies: Über die Blütenstände und Blüten sowie zur Embryologie von *Sparganium*.

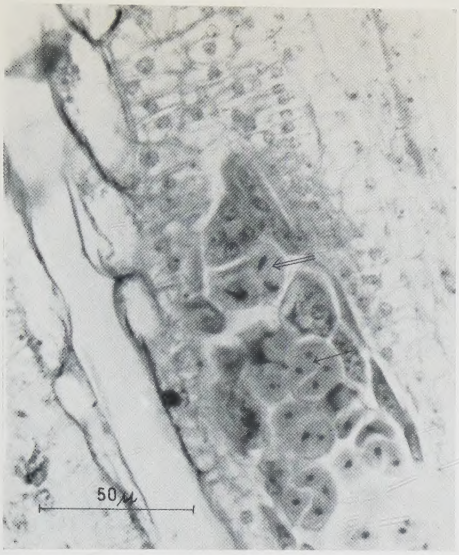


Fig. 5

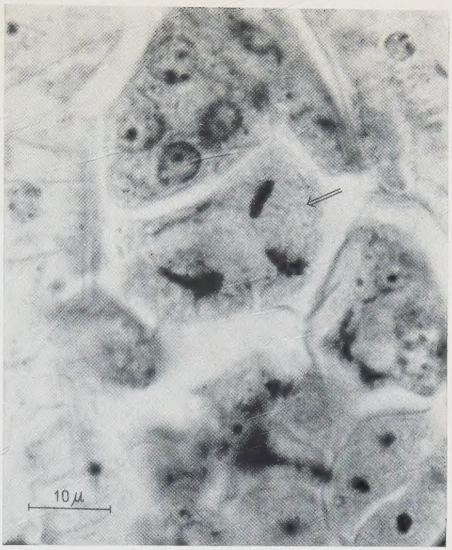


Fig. 6

Fig. 7

U. Müller-Doblies: Über die Blütenstände und Blüten sowie zur Embryologie von *Sparganium*.

Lebenslauf

Am 28. 1. 1938 wurde ich als drittes Kind des Bauingenieurs Hans Doblies und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Lück, in Berlin-Reinickendorf geboren. Hier besuchte ich die Grundschule, die Einheitsschule und den neusprachlichen Zug der Bertha-von-Suttner-Schule, 2. OWZ, an der ich Ostern 1957 die Reifeprüfung ablegte.

An der FU Berlin belegte ich im Wintersemester 1957/58 zunächst Germanistik, Botanik, Zoologie und Geographie, wandte mich aber dann einem rein naturwissenschaftlichen Studium zu und bestand im Februar 1961 das Vordiplom in den Fächern Botanik, Zoologie, Chemie und Physik. Meine akademischen Lehrer waren in Botanik die Herren Professoren Drawert, Eckardt, Hamann, Mattick, Reinert, Wagenitz und Werdermann sowie Herr Dr. Küster; in Zoologie die Herren Professoren Günther, Kemper und Ulrich; in Chemie und Physik die Herren Professoren Jahr, Lassen, Lautsch und Vetter.

Im Herbst 1961 begann ich, neben Kursassistenz am Institut für Angewandte Botanik der TU Berlin, unter Anleitung von Herrn Prof. Eckardt mit den Arbeiten zu der vorliegenden Dissertation am Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der FU. Vom Frühjahr 1962 bis zum Herbst 1965 war ich an diesem Institut als studentische Hilfskraft bzw. wissenschaftliche Hilfsassistentin tätig.

Im Juli 1963 schloß ich die Ehe mit dem Studenten der Botanik Dietrich Müller. Im Oktober 1964 wurde unsere Tochter Uta Melica geboren, im März 1968 unser Sohn Uwe Ulex und im Mai 1969 unsere zweite Tochter Luzula Vera.